ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SÉRIE T. 9 1987 N° 3

Juillet-Septembre 1987

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. Brygoo

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60.
— pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 45-87-19-17.

Abonnements pour l'année 1987 (Prix h.t.)

Abonnement général : 1500 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 860 F.
Section B : Botanique, *Adansonia* : 400 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 400 F

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4[e] série, 9, 1987, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), n° 3

SOMMAIRE — *CONTENTS*

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., **9**, 1987,
section C, nº 3 : 257-289.

Description des types de *Caninia gigantea* Michelin, Tétracoralliaires du Carbonifère du Massif Armoricain

par Claude VUILLEMIN et Pierre SEMENOFF-TIAN-CHANSKY

Résumé. — Les spécimens-types de *Caninia gigantea* Michelin, dans lesquels des lames ont été taillées, sont redécrits et figurés. Ils appartiennent tous au genre *Siphonophyllia* Scouler : *S. gigantea* (Michelin), *S. hettonensis* (Wilmore), *S.* aff. *garwoodi* Ramsbottom & Mitchell. Ces syntypes proviennent de la Formation de Sablé (sommet du Tournaisien supérieur, base du Viséen inférieur) de la région de Sablé (Synclinorium de Laval, Massif Armoricain, France).

Abstract. — The type-specimens of *Caninia gigantea* Michelin, in which thin sections have been made, are redescribed and figured. All these types belong to the genus *Siphonophyllia* Scouler ; *S. gigantea* (Michelin), *S. hettonensis* (Wilmore), *S.* aff. *garwoodi* Ramsbottom & Mitchell. These specimens come from the Sablé Formation (Uppermost Tournaisian, Lowermost Visean) of the Sablé region (Laval Synclinorium, Armorican Massif, France).

C. VUILLEMIN, *Laboratoire de Stratigraphie et de Paléontologie, Institut de Géologie, Université de Rennes, 35042 Rennes cedex, et GRECO 130007 du CNRS.*
P. SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, *Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

Le présent travail fait partie d'une série de notes consacrées à la révision des collections MILNE-EDWARDS et MICHELIN (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris). Les spécimens-types de *Caninia gigantea* Michelin ont pu être identifiés, et appartiennent à trois espèces du genre *Siphonophyllia* Scouler. Seuls ces types serviront à la description de ces espèces.

Les affinités des spécimens étudiés et leur répartition sont discutées à la fin de chaque description.

MATÉRIEL

Dans la collection MICHELIN, douze spécimens (nᵒˢ IP S. 11460 à 11471), dont certains sont constitués de plusieurs fragments qui étaient séparés, peuvent être considérés comme étant les syntypes de *Caninia gigantea* Michelin, 1843.

En effet, dix d'entre eux, dont deux fragments, ont des étiquettes portant la mention *Caninia gigantea* ou *C. cylindrica* lorsqu'il s'agit d'une détermination plus récente. Ils comportent, en outre, l'indication « collection MICHELIN, acquise par le Muséum en 1868 ». Parmi ces dix, un spécimen (S. 11461 : pl. I, 2a, b) porte une étiquette avec la détermination *Caninia cylindrica* var. *herculina* de Koninck, qui visiblement était reprise d'une étiquette de A. SALÉE, 1913. Cet échantillon avait servi au dessin d'une figure composite publiée par MICHELIN (1843, pl. 16, fig. 1a) illustrant son *Caninia gigantea*. L'autre spécimen ayant servi à la réalisation de cette figure est le syntype S. 11460 qui ne portait aucune étiquette (ici pl. I, 1).

Deux spécimens n'avaient pas d'étiquette. Il s'agit d'une part de l'un des fragments du spécimen S. 11467 étiqueté *Caninia gigantea* et, d'autre part, du syntype figuré par MICHELIN (1843, pl. 16, fig. 1d)

Tous ces échantillons appartiennent au genre *Siphonophyllia* Scouler *in* McCOY, 1844, et se répartissent en trois espèces : *Siphonophyllia gigantea* (Michelin, 1843), *S. hettonensis* (Wilmore, 1910), *S.* aff. *garwoodi* Ramsbottom & Mitchell, 1980.

Syntypes figurés

Six spécimens correspondent aux cinq figures publiées par MICHELIN (1843, pl. 16, fig. 1a, 1b, 1c, 1d, 1e).

Les spécimens S. 11460 et 11461, déjà mentionnés, ont servi à la composition de la figure 1a (ici pl. I, 1, 2).

La partie distale de l'échantillon S. 11463 est représentée fig. 1b (ici pl. I, 4). L'échantillon S. 11464 correspond à la fig. 1c (ici pl. I, 3). Enfin, la figure 1e représente l'échantillon S. 11462 (ici pl. I, 5).

Ce dernier spécimen est choisi ici comme lectotype de *Siphonophyllia gigantea* (Michelin) afin d'éviter les complications qu'aurait entraînées un autre choix.

TABLEAU I. — Nouvelles déterminations des syntypes de « *Caninia gigantea* » Michelin, décrits et (ou) figurés par MICHELIN (1843).

SYNTYPES DE *Caninia gigantea* Michelin	NOUVELLES DÉTERMINATIONS	REMARQUES	FIGURATION DE MICHELIN (1843)	FIGURATION DANS CE TRAVAIL
S. 11460 S. 11461	*Siphonophyllia* aff. *garwoodi* Ramsbottom & Mitchell, 1980		Pl. 16, fig. 1a	Pl. I, 1, 2. Pl. VI, 1-4.
S. 11462	*Syphonophyllia gigantea* (Michelin 1843)	Lectotype	Pl. 16, fig. 1e	Pl. I, 5. Pl. II. Pl. III, I, 2. Pl. VII, 4. Pl. VIII, 3, 4.
S. 11463	*Siphonophyllia hettonensis* (Wilmore. 1910)		Pl. 16, fig. 1b	Pl. I, 4. Pl. V, 1-3.
S. 11464	*Siphonophyllia* aff. *garwoodi* Ramsbottom & Mitchell, 1980		Pl. 16, fig. 1c	Pl. I, 3. Pl. VI, 6.
S. 11465	*Siphonophyllia gigantea* (Michelin, 1843)	Paralectotype		Pl. III, 3. Pl. IV, 1, 2.
S. 11466	*Siphonophyllia* aff. *garwoodi* Ramsbottom & Mitchell, 1980			Pl. VI, 5. Pl. VII, 1.
S. 11467 S. 11468	*Siphonophyllia gigantea* (Michelin, 1843)	Paralectotypes		Pl. IV, 3. Pl. VII, 2, 3. Pl. VIII, 1, 2.
S. 11469	*Siphonophyllia* aff. *garwoodi* Ramsbottom & Mitchell, 1980			
S. 11470	*Siphonophyllia gigantea* (Michelin, 1843)	Paralectotype		
S. 11471	*Siphonophyllia* aff. *garwoodi* Ramsbottom & Mitchell, 1980		Pl. 16, fig, 1d	

Localisation

Tous ces échantillons (les douze syntypes) proviennent, selon toute vraisemblance, des carrières de Port-Étroit (Sablé, Sarthe). En effet, deux polypiers provenant des collections du Muséum de Nantes sont étiquetés et portent, pour la localisation, la mention : carrière de Solesmes ; cette carrière ne peut correspondre qu'à l'une des carrières de Port-Étroit, carrières les plus proches de Solesmes. On peut aussi se référer au faciès renfermant ces coraux ; c'est un calcaire très noir riche en matière organique ; dans la région de Sablé, seules les carrières de Port-Étroit exposent un tel calcaire riche en polypiers. Dans ces carrières affleurent les calcaires de la Formation de Sablé (Œlhert, 1882) datés par les Foraminifères du sommet du Tournaisien supérieur, base du Viséen inférieur (Pelhate, 1971).

Cyathopsidae Dybowski, 1873

Siphonophyllia gigantea (Michelin, 1843)

(Fig. 1-3 ; pl. I, 5 ; pl. II, III, IV ; pl. VII, 2-4 ; pl. VIII)

1843 — *Caninia gigantea* Michelin partim. p. 81, pl. 16, fig. 1e.
1850 — *Caninia gigantea* Michelin ; d'Orbigny partim, p. 158.
non 1851 — *Caninia gigantea* Michelin ; McCoy, p. 89.
non 1883 — *Campophyllum (Caninia) gigantea* (Michelin) ; Thomson, p. 387, pl. VII, fig. 4.
? 1906 — *Caninoid Cyathophyllum* Sibly, p. 367, pl. 31, fig. 1.
non 1910 — *Caninia gigantea* Michelin ; Wilmore, p. 567, pl. 39, fig. 4, 5, 7.

Lectotype (choisi ici) : spécimen S. 11462, figuré par Michelin (1843, pl. 16, fig. 1e) et dans le présent travail (pl. I, 5 ; pl. II ; pl. III, 1, 2 ; pl. VII, 4 ; pl. VIII, 3, 4). Collection Michelin, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 2 lames transversales, 1 lame longitudinale, pratiquées dans la partie proximale du lectotype, selon le schéma de la figure 1. Pour la microstructure, 5 lames ultraminces ont été pratiquées dans les chutes du sciage.

Paralectotypes : 4 spécimens : S. 11465, S. 11467, S. 11468, S. 11470, syntypes non figurés par Michelin. Lames minces : S. 11465 : 1 T, 1 L ; S. 11467 : 1 T, 6 lames ultraminces ; S. 11470 : 3 lames de microfaciès dans la gangue.

Description du lectotype

Morphologie externe (pl. I, 5)

Polypier solitaire cylindroïde, d'un diamètre maximum de 60 mm (65 mm : maximum observé au bord supérieur du calice). La hauteur du fragment atteint 110 mm. Il montre de forts bourrelets de réjuvénescence à peu près équidistants, espacés de 15 à 20 mm. La surface externe, fortement usée, présente quelques stries longitudinales. Le calice préservé, mais légèrement écrasé, atteint 30 mm de profondeur, le bord interne étant subvertical. La fossule n'est pas visible.

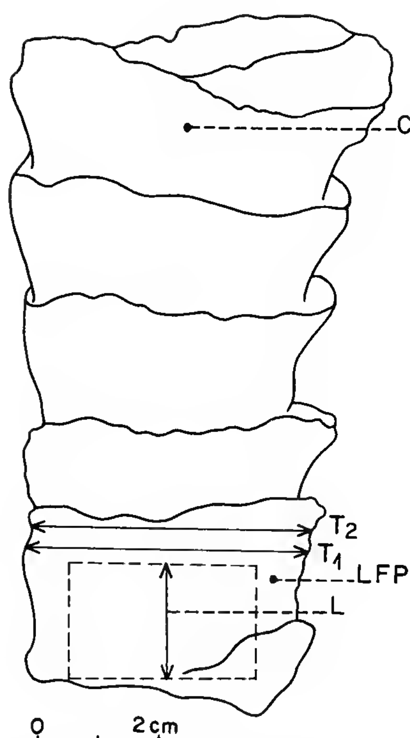


FIG. 1. — *Siphonophyllia gigantea* (Michelin, 1843). Éch. S.11462, lectotype. Schéma indiquant l'emplacement des lames minces. C : position du septe cardinal. T1 et T2, coupes transversales. La lame T2 a été effectuée au plus près du bord distal d'un bourrelet de rèjuvénescence, afin d'obtenir le maximum de largeur du dissépimentarium. L : lame longitudinale, à 45° par rapport au plan cardinal-antipode; les pointillés représentent la projection des contours simplifiés de la lame sur le plan de la figure. LFP : région où ont été prélevées les lames ultra-minces.

Coupes transversales

Les septes majeurs, modérément épaissis à la périphérie du tabularium (0,25 à 0,8 mm d'épaisseur), s'amenuisent vers leur bord interne. Ils sont nombreux : on en compte 92 pour un diamètre moyen de 46 mm. Les septes mineurs, longs, pénètrent de 2 à 3 mm dans le tabularium. Ils représentent environ un tiers de la longueur des septes majeurs (extrêmes : 1/4 à 2/3 selon la largeur du marginarium à l'endroit observé), et peuvent parfois s'appuyer sur ces derniers, situés du côté du septe antipode (septes « contratingents »).

Le septe cardinal, raccourci et épaissi, apparaît dans la fossule cardinale bien distincte. Le septe antipode est peu différencié.

Le dissépimentarium, étroit, est inférieur à un quart du rayon du polypier (1/8 à 1/5 dans la lame T1 et 1/5 à 1/4 dans la lame T2, plus proche du bord distal d'un bourrelet), se divise en deux sous-zones; la sous-zone externe comporte une à deux rangées, parfois plus, de dissépiments transeptaux de premier ordre. Les vésicules ont une forme aplatie le long de la muraille externe (pl. II, 4; pl. III, 2); elles sont plus rarement globuleuses (pl. III, 1, à gauche).

La sous-zone interne est composée de dissépiments transeptaux de deuxième ordre, simples en général, ou entrecroisés. Par endroits, se développe une véritable sous-zone interne de dissépiments interseptaux, les septes mineurs étant continus dans cette partie. La rangée la plus interne des dissépiments peut comporter des dissépiments en arcs-boutants.

Coupe longitudinale

Les dissépiments sont subverticaux et allongés : de 2 à plus de 10 mm de longueur et de 0,2 à 1 mm d'écartement ; le bord interne du dissépimentarium est vertical. Les planchers complets ou faiblement divisés sont horizontaux ou légèrement déprimés au centre. Ils s'abaissent à l'approche du dissépimentarium formant ainsi une gouttière périphérique, pouvant atteindre 6 mm de large. On compte 12 planchers sur 21 mm de hauteur, soit, en moyenne, 6 pour une hauteur de 10 mm.

Il semble qu'un resserrement périodique des planchers corresponde aux niveaux des bourrelets. Cette observation, partiellement visible sur la figure 2 (pl. II), devrait cependant être confirmée sur des coupes verticales effectuées sur une plus grande hauteur.

PARALECTOTYPES

Les quatre paralectotypes montrent des caractères morphologiques internes très voisins de ceux du lectotype.

Le spécimen S. 11465 (pl. IV, 1, 2), fragmentaire, atteint 60 mm de diamètre et 30 mm de hauteur maximum. Le calice n'est pas conservé. La section transversale montre environ 88 septes majeurs (une petite zone du septarium est détruite et nous empêche de donner le nombre exact de septes) pour un diamètre de 56 mm. La première phase de sécrétion des septes [squelette primaire (POTY, 1981), ou mésoplasme (SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, 1974*a*)] est plus sinueuse à la périphérie du tabularium que celle du lectotype (pl. III, 3). Les dissépiments en arcs-boutants, dans la zone interne du dissépimentarium, sont plus fréquents chez ce spécimen.

Le spécimen S. 11467, cylindroïde courbe, atteint 50 mm de diamètre et 260 mm de long. Il était sectionné en long en respectant la courbure. Le calice n'est pas conservé. Sur une demi-section transversale située au sommet du polypier (pl. VII, 2), on compte 51 septes, soit entre 90 et 100 septes majeurs pour un diamètre de 46 mm. Le dissépimentarium, lorsqu'il est développé, est plus large que celui du lectotype et possède une proportion plus importante de dissépiments interseptaux (pl. IV, 3).

Le spécimen S. 11468, cylindroïde, droit, fortement érodé, atteint 40 mm de diamètre et 110 mm de haut. Le calice n'est pas conservé. Une première section, effectuée au milieu de la hauteur du polypier, montre 70 septes majeurs pour un diamètre de 31 mm, la seconde, au sommet du polypier, compte 72 septes majeurs pour un diamètre de 32 mm. Les dissépiments internes en arcs-boutants sont peu fréquents, et les dissépiments transeptaux plus développés que ceux du lectotype.

Le spécimen S. 11470 n'est représenté que par une section longitudinale dans une plaque de marbre de 9 × 21 × 2 cm. Les dissépiments subverticaux permettent de le rapprocher de *S. gigantea*. A la faveur de la courbure du polypier, l'extrémité de la coupe montre deux fragments de section oblique ; les septes majeurs minces et peu denses, les septes mineurs longs,

ainsi que des dissépiments comparables à ceux du lectotype, confirment cette attribution spécifique. La section polie de ce spécimen atteint 43 mm de diamètre et 180 mm de long.

MICROSTRUCTURE
(Pl. VII, 3, 4; pl. VIII)

Des lames ultra-minces ont été taillées dans les chutes de sciage du lectotype (5 lames) et d'un paralectotype (6 lames). Pour l'économie du volume prélevé, seules des lames transversales ont été pratiquées, dans la région épaissie des septes. Elles permettent de donner un aperçu de la microstructure de *S. gigantea*. Une étude approfondie de ce groupe pourra être réalisée sur d'autres spécimens taillés dans différentes zones du polypier et selon des orientations variées.

Le lectotype est assez fortement recristallisé. Dans les plages favorables, on reconnaît cependant les éléments microstructuraux des septes semblables à ceux du paralectotype. Ce dernier, bien conservé, servira de base à la description ci-dessous.

Les septes sont constitués d'une zone médiane ou « mésoplasme », relativement mince (20 à 50 µm), flanquée de deux couches latérales de « stéréoplasme » d'épaisseur variable (100 à 300 µm).

Le mésoplasme est formé de microéléments granulaires à section polygonale quelconque, pourvus de creux et de bosses qui s'engrènent les uns dans les autres. Diamètre des granules : 8 à 20 µm.

Dans certaines coupes, les granules présentent un début d'allongement et sont eux-mêmes constitués de fibres à bosselures de 2 à 4 µm de diamètre. Il s'agit d'une « fibrisation » qui a été observée chez d'autres Tétracoralliaires (*Axophyllum*; SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, 1974*a*) et décrites dans la lame médiane de certains Tabulés (Micheliniidés; LAFUSTE & PLUSQUELLEC, 1985).

Le stéréoplasme est constitué de lamelles empilées les unes sur les autres, disposées parallèlement ou obliquement au plan du septe. Les empilements sont irréguliers, mais l'on décèle néanmoins une périodicité le long du septe (pl. VIII, 1). L'obliquité correspond le plus souvent à une divergence vers l'axe (pl. VII, 3).

Les coupes transversales sont perpendiculaires aux lamelles. Celles-ci ont presque toujours une forme générale concave, parfois géniculée. La concavité, plus ou moins marquée, est toujours tournée vers la face latérale du septe (direction de sécrétion).

La surface externe des lamelles est pourvue de petites cupules (diamètre des cupules : 8 à 16 µm) qui s'engagent sur les bosses correspondantes de la face interne des lamelles adjacentes (pl. VIII, 2).

Dimensions des lamelles de l'échantillon S. 11467 : allongement en coupe transversale 60 à 110 µm; épaisseur 6 à 10 µm.

Certaines coupes montrent une couche d'éléments d'allure prismatique intercalée entre le mésoplasme et le stéréoplasme (pl. VIII, 1 : i). Il s'agit probablement de biocristaux intermédiaires entre les granules et les lamelles.

Dans le lectotype, recristallisé, on distingue le mésoplasme granulaire et le stéréoplasme lamellaire, la disposition des lamelles est comparable. A plus fort grossissement, on observe encore quelques cupules, mais les limites sont moins nettes ou anguleuses (pl. VIII, 4). On voit

donc que ces éléments ont été affectés par une recristallisation partielle (observation conjointe avec J. LAFUSTE).

Les dimensions des microéléments sont plus grandes que dans l'autre échantillon : diamètre des granules 20 à 40 µm ; allongement des lamelles 80 à 120 µm ; épaisseur des lamelles 8 à 16 µm.

Cette différence, due peut-être à une variation individuelle, est plus vraisemblablement liée à la recristallisation.

La microstructure décrite ci-dessus est presque identique à celle de *Siphonophyllia cylindrica* Scouler (SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, 1974*a*: pl. 71, fig. 1 ; SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, 1974*b* : 140, pl. II, fig. 4). Toutefois, chez *S. cylindrica*, les lamelles sont plus trapues et ont une épaisseur proportionnellement plus grande. Des études complémentaires seront nécessaires pour confirmer la spécificité de la morphologie et des dimensions des microéléments de *Siphonophyllia*.

Enfin, signalons que des granules et des lamelles comparables à ceux de *Siphonophyllia* ont été décrits chez les Tabulés et notamment chez les Micheliniidés ou formes proches (LAFUSTE & PLUSQUELLEC, 1985).

DIAGNOSE DE *Siphonophyllia gigantea*

Avant de proposer une nouvelle diagnose de *S. gigantea*, nous reproduisons ici la diagnose originale de *Caninia gigantea* Michelin, 1843, p. 81 :

« *C. affixa, crassa, cylindrica, elongata, è cellulis cyathiformibus superpositis composita ; exteriore transversim rugoso, longitidunaliter striato ; cellulis profundis, lamellosis, propè marginem in infundibulis formatis ; centro loevigato ; lamellis numerosis, marginalibus.* »

Les observations exposées plus haut d'après le lectotype et les quatre paralectotypes nous permettent de donner la diagnose revue et complétée de *Siphonophyllia gigantea* (Michelin) :

Siphonophyllia de taille moyenne à grande (jusqu'à 60 mm de diamètre). Les septes majeurs, très nombreux (88 à 100 septes majeurs pour un diamètre de 46 à 56 mm dans les stades adultes), sont minces ou peu épaissis dans le tabularium, et le plus souvent continus dans la partie interne du dissépimentarium. Les septes mineurs sont longs dans le tabularium. Le dissépimentarium étroit (1/8 à 1/4 du rayon du polypier) est composé, à la périphérie, de dissépiments transeptaux de premier ordre, et, dans la zone interne, de dissépiments de deuxième ordre, simples ou entrecroisés, ou de dissépiments interseptaux, parfois en arcs-boutants. Les planchers sont espacés. Aplatis au centre, ils forment une profonde gouttière périphérique, rejoignant les dissépiments fortement inclinés à verticaux. Microstructure : septes à flancs lamellaires et partie médiane granulaire.

DISCUSSION

Les autres syntypes de *Caninia gigantea* peuvent être rapportés à *Siphonophyllia hettonensis* (Wilmore) ou à *Siphonophyllia* aff. *garwoodi* Ramsbottom & Mitchell.

Le spécimen S. 11463, rapporté à *S. hettonensis* (voir description plus loin), diffère de *S. gigantea* par :

— un nombre de septes majeurs par rapport au diamètre plus faible (fig, 2);
— des septes plus épais;
— des septes mineurs plus courts;
— un dissépimentarium plus large, mais présentant les mêmes types de dissépiments;
— les dissépiments moins fortement inclinés en section longitudinale.

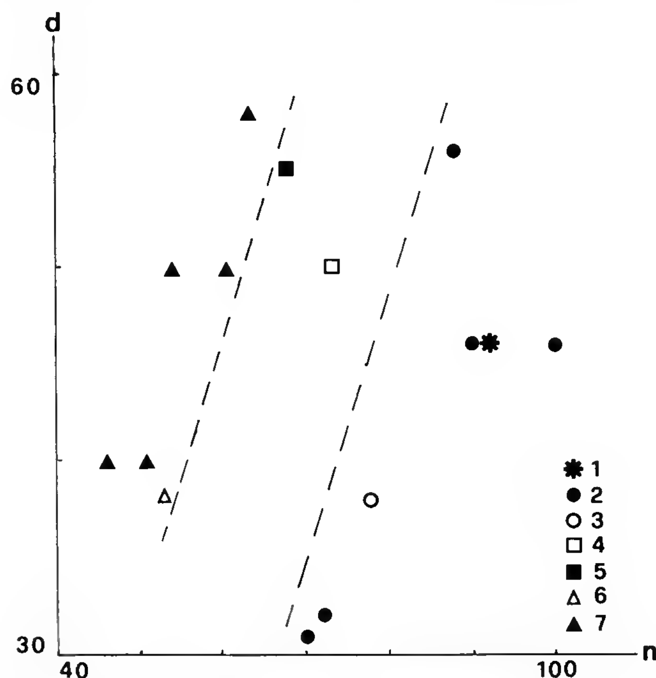


FIG. 2. — Diagramme de dispersion du nombre de septes majeurs (n) et du diamètre du polypier (d en mm). 1 : lectotype de *Siphonophyllia gigantea* (Michelin); 2 : paralectotypes de *Siphonophyllia gigantea* (Michelin); 3 : « *Caninoid Cyathophyllum* » Sibly; 4 : holotype de *Siphonophyllia hettonensis* (Wilmore); 5 : *Siphonophyllia hettonensis* (Wilmore), syntype de « *Caninia gigantea* »; 6 :holotype de *Siphonophyllia garwoodi* Ramsbottom & Mitchell; 7 : *Siphonophyllia* aff. *garwoodi* Ramsbottom & Mitchell, syntypes de « *Caninia gigantea* ».

Les lignes en pointillés délimitent les domaines de variation des trois espèces qui apparaissent bien distinctes : *S. gigantea* (à droite), *S. hettonensis* (au milieu) et *S.* aff. *garwoodi* (à gauche).

Les spécimens S. 11460, S. 11461, S. 11464, S. 11466, S. 11469, S. 11471 (voir p. 271, note 1), sont rapportés à *S.* aff. *garwoodi* (voir description plus loin). Ils diffèrent de *S. gigantea* par :

— un nombre de septes majeurs par rapport au diamètre plus faible que celui de *S. gigantea* et de *S. hettonensis* (fig. 2);
— des septes plus épais en général, sauf pour les spécimens S. 11460 et S. 11466;
— des septes mineurs pénétrant moins dans le tabularium, sauf dans le spécimen S. 11466;
— des dissépiments transeptaux de premier ordre plus développés et plus globuleux, sauf

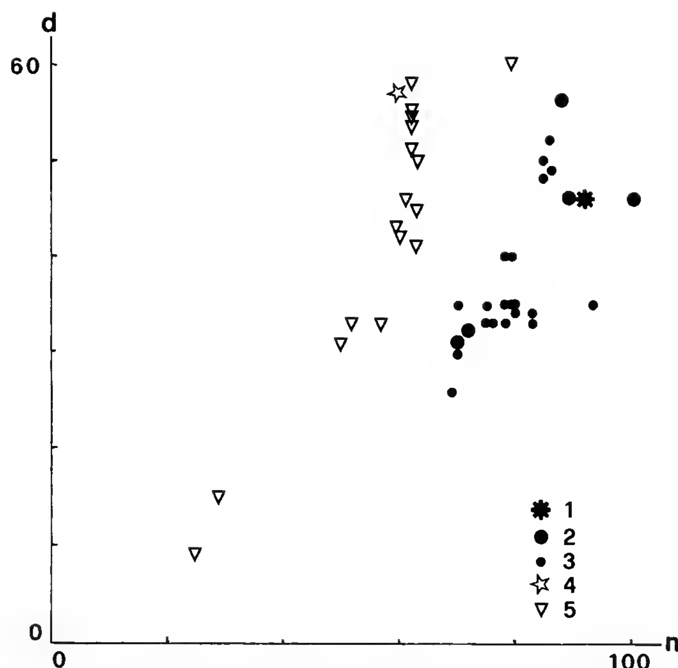


FIG. 3. — Diagramme de dispersion du nombre de septes majeurs (n : divisions par 20) et du diamètre du polypier (d en mm : divisions par 10).

1 : lectotype de *Siphonophyllia gigantea* (Michelin); 2 : paralectotypes de *Siphonophyllia gigantea* (Michelin); 3 : *Siphonophyllia gigantea* (Michelin), autres spécimens provenant du Massif Armoricain (VUILLEMIN, 1986); 4 : holotype de *Siphonophyllia cylindrica* Scouler (Irlande); 5 : *Siphonophyllia cylindrica* Scouler, spécimens de Belgique (SALÉE, 1910).

La séparation est nette entre *S. cylindrica* et *S. gigantea*.

dans le spécimen S. 11461 (les dissépiments interseptaux sont cependant bien représentés chez les six syntypes);

— des dissépiments moins inclinés en coupe longitudinale.

Siphonophyllia gigantea était jusqu'à présent considérée comme un synonyme de *Siphonophyllia cylindrica* Scouler *in* McCOY, 1844 (Tournaisien moyen au Viséen inférieur de l'Europe du nord-ouest, du nord de l'Afrique et de l'Asie), en particulier par MILNE-EDWARDS & HAIME (1851), SALÉE (1910), CARRUTHERS (1911)[1] et LEWIS (1927). En fait, un certain nombre de différences notables peuvent être observées chez *S. cylindrica* :

— le nombre de septes majeurs par rapport au diamètre est plus faible (fig. 3);

— les septes sont typiquement plus épaissis dans les quadrants cardinaux;

— les septes mineurs sont courts dans le tabularium et discontinus dans le dissépimentarium;

1. R. G. CARRUTHERS (1911 : 321) admet la synonymie proposée par SALÉE, tout en laissant la question ouverte en fonction de l'examen du type de *C. gigantea* Michelin, considéré alors comme perdu.

— le dissépimentarium est plus large et les dissépiments sont en majorité transeptaux de premier ordre.

Ainsi, *S. gigantea* et *S. cylindrica* ne peuvent être confondues.

Le polypier décrit sous le nom de « *Caninoid Cyathophyllum* » par SIBLY (1906) est très proche de *Siphonophyllia gigantea*. En effet, le nombre de septes par rapport au diamètre est comparable, les septes sont relativement minces dans le tabularium et la sous-zone interne du dissépimentarium est composée de dissépiments transeptaux de deuxième ordre, et interseptaux. Cependant, quelques différences peuvent être notées dans le « *Caninoid Cyathophyllum* » : le dissépimentarium est plus large, les dissépiments transeptaux sont plus globuleux et les septes mineurs plus courts.

RAMSBOTTOM & MITCHELL (1980) placent en synonymie la forme de SIBLY avec leur nouvelle espèce *Siphonophyllia garwoodi* (Viséen inférieur et moyen de l'Europe du nord-ouest). Cependant, le nombre de septes par rapport au diamètre de cette dernière est beaucoup plus faible que celui du « *Caninoid Cyatophyllum* » (holotype de *S. garwoodi* : 53 septes majeurs pour 38 mm de diamètre ; « *Caninoid Cyathophyllum* » : 77 pour 38 mm de diamètre). Les dissépiments transeptaux de premier ordre sont proportionnellement plus importants chez *S. garwoodi*.

S. garwoodi ne diffère de *S. cylindrica* que par son dissépimentarium. Les dissépiments transeptaux de deuxième ordre sont plus développés dans la zone interne du dissépimentarium chez *S. garwoodi*. Les septes sont moins épais chez cette dernière. Ces deux espèces sont donc très proches : *S. garwoodi* comme *S. cylindrica* ne peuvent être confondues avec *S. gigantea*.

Siphonophyllia dorlodoti (Salée, 1913), du Tournaisien inférieur et moyen de Belgique, présente de nombreux caractères communs avec *S. gigantea* ; la nature des dissépiments est proche, les septes majeurs sont denses, et les septes mineurs sont longs et parfois « contratingents ». Cependant, quelques caractères permettent de séparer les deux espèces. Chez *S. dorlodoti*, les septes majeurs, épaissis dans les quadrants cardinaux, sont très longs et atteignent parfois le centre. Cette espèce n'atteint jamais les dimensions observées chez *S. gigantea* (30 mm de diamètre au maximum pour *S. dorlodoti*, 60 mm pour *S. gigantea*).

Siphonophyllia gigantea se différencie donc très nettement de *S. cylindrica* et *S. garwoodi*, et, en revanche, se rapproche de *S. dorlodoti* et *S. hettonensis*. La répartition géographique et stratigraphique de cette première espèce est, pour le moment, limitée au sommet du Tournaisien supérieur, base du Viséen inférieur, dans le Massif Armoricain (France).

AUTRE MATÉRIEL

Dans le cadre d'une étude sur les Tétracoralliaires du Carbonifère du Massif Armoricain (VUILLEMIN, 1986), douze spécimens, rapportés à *Siphonophyllia gigantea*, ont été récoltés dans les carrières des Rochers (Argentré, Mayenne) ; dix autres spécimens ont été retrouvés dans diverses collections : trois de la collection MILON (Rennes), provenant des carrières de Port-Étroit (Sablé, Sarthe) ; cinq de la collection de l'Université du Maine (Le Mans, Sarthe) et deux de la collection du Musée d'Histoire naturelle de Nantes (Loire-Atlantique). La provenance de ces échantillons est également Port-Étroit (Sablé, Sarthe). Les calcaires des carrières des Rochers sont datés par les Foraminifères : sommet du Tournaisien supérieur, base du Viséen inférieur (PELHATE, 1971, 1979).

Coraux associés

Suivant le gisement et les niveaux considérés, les Tétracoralliaires associés à *S. gigantea* (Michelin) peuvent être variés. On peut trouver des polypiers sans dissépiments, tels que *Proheterelasma* (?) *omaliusi* (Milne-Edwards & Haime), *Rotiphyllum densum* (Carruthers), *Cravenia rhytoides* Hudson; des polypiers à dissépiments, avec d'autres caninoïdes, comme *Siphonophyllia hettonensis* (Wilmore) ou des polypiers à structure axiale, soit solitaires comme *Delepinella anastomosa* Vuillemin et *Aulokoninckophyllum miloni* Vuillemin, soit coloniaux comme *Solenodendron pillolai* Vuillemin. Cependant, certains bancs ne présentent que *Siphonophyllia gigantea* ou *S. hettonensis* (d'après Vuillemin, 1986).

Siphonophyllia hettonensis (Wilmore, 1910)
(Fig. 2; pl. I, 4; pl. V)

1843 — *Caninia gigantea* Michelin, partim, p. 81, pl. 16, fig. 1b.
1910 — *Caninia hettonensis* Wilmore, p. 567, pl. 39, fig. 6.
1930 — *Caninia cylindrica* (Scouler); Delépine, p. 30, pl. 3, fig. 1.
1932 — *Caninia cylindrica* var. *hettonensis* Wilmore; Gorsky, p. 17, pl. 2, fig. 2-3.
1932 — *Caninia cylindrica* (Scouler); Gorsky partim, p. 16, pl. 3, fig. 1-2.
1938 — *Siphonophyllia hettonensis* (Wilmore); Hill, p. 11.

Matériel : spécimen S. 11463; syntype de *Caninia gigantea*, figuré par Michelin (1843, pl. 16, fig. 1b); collection Michelin, Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. 1 lame transversale, 1 lame longitudinale.

Morphologie externe

Polypier solitaire cylindroïde courbe, d'un diamètre maximum de 60 mm. La hauteur du fragment atteint 120 mm. La surface externe est usée, présentant quelques stries longitudinales et des bourrelets de croissance équidistants, espacés de 7 mm environ. Le calice n'est pas conservé. La surface distale est érodée. Les septes et la fossule cardinale apparaissent en relief dans le tabularium.

Coupe transversale

Les septes majeurs, nombreux (67 pour 55 mm de diamètre), sont épaissis dans le tabularium. Les septes mineurs peuvent être longs dans le tabularium et représentent de la moitié aux deux tiers de la longueur des septes majeurs. Dans la fossule cardinale bien distincte, le septe cardinal est raccourci et épaissi, son épaisseur étant équivalente à celle des autres septes majeurs. Le septe antipode est peu différencié. Le dissépimentarium, large (un tiers du rayon du polypier), se divise en deux sous-zones : la sous-zone externe (d'un tiers à la moitié du dissépimentarium) est formée de dissépiments transeptaux de premier ordre; la sous-zone interne (de la moitié au deux tiers du dissépimentarium) est composée de dissépiments transeptaux de deuxième ordre ou interseptaux (simples ou entrecroisés).

Coupe longitudinale

Les dissépiments sont allongés, jusqu'à 11 mm de longueur sur environ 1 mm d'écartement, et inclinés vers l'axe de 45 à 70° sur l'horizontale. Les planchers complets, parfois incomplets, sont horizontaux ou très légèrement concaves. Quand elle existe, la gouttière périphérique est étroite : 2 mm au maximum. On compte de 6 à 8 planchers sur 1,5 cm de hauteur.

Discussion

Cet échantillon est très comparable à l'holotype de *S. hettonensis*, figuré par Wilmore (1910 : pl. 39, fig. 6), provenant de Hetton (Yorkshire, Grande-Bretagne), dans la zone C2 (d'après Hill, 1938 : 11) : Arundien, équivalent au sommet du Viséen inférieur, base du Viséen moyen ; en particulier par ses dissépiments, ses septes épaissis, et ses septes mineurs longs. Cependant, le dissépimentarium de l'holotype est plus étroit, bien que cet échantillon semble usé à la périphérie. Son nombre de septes est légèrement supérieur (73 pour 51 mm de diamètre chez l'holotype, 68 pour 55 mm de diamètre chez le spécimen S. 11463).

Certains caractères rapprochent cette espèce de *S. gigantea* (Michelin) décrite précédemment. En effet, les dissépiments des deux espèces sont comparables ; ils sont divisés en deux sous-zones. En revanche, *S. hettonensis* diffère de *S. gigantea* par un nombre de septes par rapport au diamètre, plus faible (68 pour 55 mm pour le spécimen S. 11463, 92 pour 46 mm pour le lectotype de *S. gigantea*), des septes majeurs fortement épaissis dans le tabularium, des septes mineurs en général plus courts, un dissépimentarium plus large, et des dissépiments inclinés de 45 à 70°, alors qu'ils sont subverticaux chez *S. gigantea*.

Siphonophyllia hettonensis semble avoir une répartition géographique et stratigraphique plus importante que *S. gigantea*. *S. hettonensis* apparaît au Tournaisien supérieur dans le Massif Armoricain (France) et s'étend jusqu'à la base du Viséen inférieur. Elle apparaît au Viséen inférieur en Grande-Bretagne (Yorkshire) (Hill, 1938) et en Asie Centrale (« steppe Kirghize ») (Gorsky, 1932) ; en Grande-Bretagne on trouve encore cette espèce au Viséen moyen.

Autre matériel

D'après Vuillemin (1986), vingt-huit autres spécimens ont été récoltés ou retrouvés dans diverses collections : dix-neuf proviennent des carrières des Rochers (Argentré, Mayenne), du sommet du Tournaisien supérieur ; sept de la collection Milon (Rennes), un de la collection de l'Université du Maine (Le Mans, Sarthe) et un de la collection du Musée d'Histoire naturelle de Nantes ; ces neuf derniers échantillons avaient été récoltés dans les carrières de Port-Étroit (Sablé, Sarthe).

Les espèces de Tétracoralliaires pouvant être associées à *S. hettonensis* sont les mêmes que celles accompagnant *S. gigantea*.

Siphonophyllia aff. **garwoodi** Ramsbottom & Mitchell, 1980
(Fig. 2; pl. I, 1-3; pl. VI; pl. VII, 1)

1843 — *Caninia gigantea* Michelin partim, p. 81, pl. 16, fig. 1a et c.
aff. 1916 — *Caninia cylindrica* (Scouler); GARWOOD, pl. 14, fig. 5.
aff. 1927 — *Caninia* cf. *cylindrica* (Scouler); LEWIS, p. 375, pl. 16, fig. 2a-b.
aff. 1980 — *Siphonophyllia garwoodi* Ramsbottom & Mitchell, p. 62.
aff. 1986 — *Siphonophyllia garwoodi* Ramsbottom & Mitchell; SOMERVILLE, MITCHELL & STRANK, p. 68, fig. 6a-c.

MATÉRIEL : 6 spécimens, S. 11460, S. 11461, S. 11464 et S. 11471 (voir p. 271, note 1): syntypes de *Caninia gigantea* figurés par MICHELIN (1843 : pl. 16, fig. 1a, 1c, 1d); S. 11466 et 11469 : syntypes non figurés de *C. gigantea*. Collection MICHELIN, Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. 6 lames : S. 11460 (T, L); S. 11461 (T, L); S. 11464 (T); S.11466 (T).

DESCRIPTION

Le spécimen S. 11460, cylindroïde droit, fragmentaire, atteint 100 mm de hauteur et 45 mm de diamètre (pl. I, 1). La surface externe bien conservée, présente des bourrelets de croissance nets espacés de 5 à 10 mm, des stries de croissance nettes également, et de fines côtes longitudinales. La section est circulaire. Le calice est conservé: sa profondeur est de 20 mm et son bord interne incliné à environ 70°. La fossule cardinale n'est pas visible et les septes sont en relief. Les vésicules des dissépiments les plus périphériques sont visibles, sous forme d'ampoules, sur lesquelles les septes naissent en forme de crêtes. La section transversale (pl. VI, 1) montre 46 septes majeurs pour un diamètre de 40 mm; les septes sont épaissis dans le tabularium; le septe cardinal est court et plus épais que les autres septes majeurs; le septe antipode est reconnaissable aux deux septes mineurs plus longs qui le flanquent de part et d'autre ainsi qu'aux septes périantipodes qui les encadrent et délimitent la fossule antipode. Les septes mineurs pénètrent légèrement dans le tabularium et atteignent les deux tiers de la longueur des septes majeurs. Le dissépimentarium est large, environ un tiers du rayon du polypier. Dans la zone périphérique (deux tiers du dissépimentarium), les dissépiments sont transeptaux de premier ordre, parfois de deuxième ordre; la zone interne (le tiers restant) est composée de dissépiments interseptaux (simples ou entrecroisés). En section longitudinale (pl. VI, 2), les dissépiments sont allongés, jusqu'à 9 mm de long et 2 mm d'écartement; ils sont presque subverticaux au niveau du tabularium, et, vers la périphérie, ils sont inclinés à environ 45° sur l'horizontale. Les planchers sont denses (20 pour 2 cm de hauteur), horizontaux ou légèrement concaves axialement, plus ou moins complets. La gouttière périphérique est étroite, sa largeur étant d'environ 2 mm.

Le spécimen S. 11461, cylindroïde droit, fragmentaire, atteint 70 mm de hauteur et 40 mm de diamètre (pl. I, 2a, b). La surface externe est conservée, légèrement usée, et présente les mêmes caractères que l'échantillon précédent. Le calice est conservé, sa profondeur est de 23 mm environ, et son bord interne, incliné à environ 70°. La fossule cardinale est à peine distincte et les septes sont en relief. La section transversale compte 51 septes majeurs pour 40 mm de diamètre (pl. VI, 3). Les autres caractères sont très semblables à ceux du spécimen S. 11460, excepté le septe cardinal de même épaisseur que celle des septes majeurs voisins. La sous-zone interne, de dissépiments interseptaux, plus large, représente environ la moitié du

dissépimentarium; la sous-zone externe est composée essentiellement de dissépiments transeptaux de deuxième ordre. Par ses dissépiments, ce spécimen rappelle *Siphonophyllia herculina* de Koninck figurée par SALÉE (1910 : pl. 5, fig. 2). Du reste, SALÉE lui-même a déterminé cet échantillon comme « *Caninia cylindrica* var. *herculina* » (étiquette de SALÉE dans la collection). En section longitudinale, les dissépiments, qui atteignent 7 mm de long et 2 mm d'écartement, ont la même forme que ceux de l'échantillon précédent, mais sont plus fortement inclinés. On compte 12 planchers pour 1,5 mm de hauteur. La gouttière périphérique est ici plus large et atteint 6 mm (pl. VI, 4).

Le spécimen S. 11464, cylindroïde droit, est cassé longitudinalement en deux (pl. I, 3). La hauteur du fragment est de 65 mm et son diamètre atteint 45 mm. La surface externe, érodée, présente quelques stries longitudinales et des bourrelets de croissance peu marqués. Le calice n'est pas conservé. La demi-section transversale présente 27 septes majeurs (soit 54 en reconstituant le diamètre) pour un diamètre de 50 mm (pl. VI, 6). Dans le tabularium les septes sont très épais, voire jointifs; le septe cardinal, court, est plus épais que les autres septes majeurs. Les septes mineurs atteignent le tiers de la longueur des septes majeurs, mais pénètrent peu dans le tabularium (1 à 2 mm). Le dissépimentarium, bien conservé dans une partie de la coupe (pl. VI, 6 en haut à gauche), dépasse le quart du rayon. Les dissépiments sont semblables à ceux du spécimen S. 11460. La largeur de la zone interne (dissépiments interseptaux ou transeptaux de deuxième ordre) est comprise entre le quart et la moitié de la largeur du dissépimentarium. La section longitudinale est visible sur la cassure naturelle du fragment (pl. I, 3). Les dissépiments, comparables à ceux des spécimens S. 11460 et S. 11461, atteignent 7 mm de long avec un écartement de 1 mm. Ils sont inclinés à environ 60° sur l'horizontale et subverticaux au bord interne du dissépimentarium. On compte 8 à 10 planchers pour 1 cm de hauteur. La gouttière périphérique atteint 4 à 6 mm de largeur.

Le spécimen S. 11466, cylindroïde courbe, sectionné tangentiellement, atteint 65 mm de haut et 60 mm de diamètre. La surface externe est érodée; le calice n'est pas conservé. La section transversale présente (pl. VII, 1) 63 septes pour un diamètre de 58 mm. Les septes majeurs sont légèrement épaissis et sinueux à la périphérie du tabularium; le septe cardinal est probablement court (la section tangentielle nous empêche de l'observer). On distingue le septe antipode grâce aux deux septes mineurs plus longs situés de part et d'autre. Les deux septes majeurs voisins (périantipodes) sont symétriquement inclinés vers le septe antipode et sont réunis par des sections de planchers légèrement avancées vers l'axe du polypier. Cette disposition révèle la présence d'une fossule antipode. Les septes mineurs sont longs, du tiers à la moitié de la longueur des septes majeurs. Le dissépimentarium est large, environ le tiers du rayon du polypier. Il est divisé en deux sous-zones (externe vésiculaire et interne à dissépiments transeptaux de 2ᵉ ordre ou interseptaux; pl. VI, 5) dans les mêmes proportions que dans le spécimen S. 11460. Les transeptaux de premier ordre sont par endroits aplatis tangentiellement, comme dans *S. gigantea*. La section longitudinale n'a pas été observée.

Le spécimen S. 11469 est un fragment de polypier cylindroïde légèrement courbe. Hauteur : 85 mm, diamètre maximum : 50 mm. Sur une moitié, le polypier est fortement érodé, laissant apparaître les planchers au centre. L'autre moitié est au contraire bien conservée. La surface externe y montre des bourrelets de croissance bien marqués, espacés de 4 à 11 mm. Les stries de croissance sont plus faiblement marquées. Le calice n'est pas conservé. La demi-section transversale compte 30 septes majeurs (soit environ 60 sur une section complète) pour un diamètre d'environ 50 mm. Les septes sont très épais; le septe cardinal est court et

légèrement épaissi; le septe antipode est également court; les deux fossules cardinale et antipode sont bien distinctes. Les septes mineurs sont très courts dans le tabularium. Le dissépimentarium est large (plus du tiers du rayon). Les dissépiments sont semblables à ceux du spécimen S.11460, dans les mêmes proportions. La cassure de l'échantillon montre les planchers qui sont au nombre d'une dizaine pour 1 cm de hauteur. A la faveur de l'érosion on distingue les septes amplexoïdes à la surface de certains planchers.

Discussion

Ces cinq syntypes [1] de « *Caninia gigantea* » se rapprochent de l'holotype de *Siphonophyllia garwoodi* Ramsbottom & Mitchell. En effet, la densité septale (fig. 2) et la nature des dissépiments sont très proches. Toutefois, les dissépiments transeptaux de premier ordre sont plus développés chez l'holotype de *S. garwoodi*, tant en dimensions qu'en largeur de la sous-zone externe vésiculaire. De plus, dans les spécimens décrits ci-dessus, la sous-zone interne comporte à son tour une véritable sous-zone de dissépiments interseptaux où les septes mineurs sont continus.

On a vu précédemment, dans la discussion sur *S. gigantea* les principaux caractères distinctifs entre les spécimens de *S. gigantea* et les échantillons correspondant à *S.* aff. *garwoodi*. Ces derniers diffèrent de l'unique spécimen de *S. hettonensis* (S. 11463) par un nombre de septes plus faible, des septes mineurs plus courts dans le tabularium (sauf pour le spécimen S. 11466), des dissépiments transeptaux de premier ordre plus développés et plus globuleux (sauf pour le spécimen S. 11461).

Ces cinq spécimens se différencient nettement des deux espèces décrites précédemment, *S. gigantea* et *S. hettonensis*; ils se rapprochent au contraire de *S. garwoodi*. Cependant, pour les raisons évoquées plus haut à propos des dissépiments, nous laissons la mention affinis.

S. garwoodi Ramsbottom & Mitchell se rencontre en Grande-Bretagne au sommet du Viséen inférieur et au Viséen moyen (Arundien). Des formes présentant de fortes affinités avec cette espèce ont été observées en Belgique au Viséen inférieur; elles sont figurées par Poty (1981, pl. 25, fig. 2 et 3). Les cinq syntypes de « *Caninia gigantea* », que nous rapportons à *S.* aff. *garwoodi*, sont probablement d'âge sommet du Tournaisien supérieur ou base du Viséen inférieur dans le Massif Armoricain (France).

Autre matériel

D'après Vuillemin (1986), dix-neuf spécimens rapportés à *S.* aff. *garwoodi* ont été récoltés dans de nombreux gisements du Massif Armoricain, différents de celui qui a livré les syntypes de « *Caninia gigantea* »; ces gisements sont datés par les Foraminifères de la base du Viséen

1. Un sixième syntype (S. 11471) a été retrouvé dans les collections au moment de mettre sous presse la présente note. Il s'agit du fragment très fortement érodé, figuré par Michelin, toujours sous le nom de *Caninia gigantea* (1843 : pl. 16, fig. 1d). L'érosion a supprimé la presque totalité du dissépimentarium et laisse apparaître la profonde incurvation des planchers, correspondant à la fossule cardinale. Le nombre de septes majeurs voisin de 65 pour un diamètre maximum d'au moins 50 mm, leur épaississement modéré, la présence d'une fossule antipode, nous permettent de rapprocher ce fragment de *S.* aff. *garwoodi*.

inférieur. Un seul spécimen provient de la carrière de Saint-Roch (Changé, Mayenne), daté du sommet du Viséen moyen (Pelhate, 1971).

Coraux associés

Dans certains gisements (l'Aiguillonnière, le Pin en Mayenne), cette espèce est l'unique Tétracoralliaire rencontré ; dans d'autres associations, elle ne représente qu'une espèce compagne rare : dans le gisement des Fourneaux (Saint-Pierre-sur-Erve, Mayenne), *S.* aff. *garwoodi* accompagne principalement *Sychnoelasma urbanowitschi* Stuckenberg ; à Saint-Roch (Changé, Mayenne) *S.* aff. *garwoodi* se trouve dans une association corallienne dominée par le genre *Axophyllum* Milne-Edwards & Haime.

CONCLUSION

Sur les trois espèces de *Siphonophyllia* auxquelles nous rapportons les douze syntypes de *Caninia gigantea* Michelin, *S. gigantea* est caractérisée notamment par sa densité septale élevée, la faible largeur du marginarium contenant des vésicules extraseptales aplaties, des septes peu épais ainsi que par la forte inclinaison des dissépiments. *Siphonophyllia gigantea* (Michelin), depuis longtemps considérée comme synonyme de *S. cylindrica* Scouler, s'en distingue nettement et est donc réhabilitée ici.

Remerciements

Les lames minces ont été effectuées par M. Lemoine et les vues externes des spécimens prises par M. D. Serrette (Muséum, Paris) que nous remercions très vivement. Mme P. Dupérier (Muséum, Paris) nous guide toujours si aimablement pour la rédaction de nos manuscrits et prépare ceux-ci avec le soin que l'on sait en vue de l'édition. Nous tenons à lui exprimer ici toute notre reconnaissance.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Carruthers, R. G., 1911. — Review III. Le genre *Caninia*, par Achille Salée, D. Sc., Directeur de l'Institut géologique de l'Université, Louvain. Bruxelles, 1910. *Geol. Mag.*, **18** : 320-321.

Delépine, G., 1930. — Contribution à l'étude de la faune du Calcaire de Sablé ; les polypiers. *Mém. Soc. linn. Normandie*, n.s., sect. Géol., **1** (1, mém. 2) : 27-40, pl. III.

Garwood, E. J., 1916. — The faunal succession in the Lower Carboniferous rocks of Westmorland and north Lancashire. *Proc. geol. Ass.*, London, **27** : 1-43.

Gorsky, I. I., 1932. — Korally iz nizhnekamennougol'nykh otlozhenij Novoj Zemli. *Trudȳ arkt Inst.*, Moscou, **28** : 1-128, pl. 1-12.

Hill, D., 1938. — A Monograph on the Carboniferous Rugose Corals of Scotland. *Palaeontogr. Soc.*, (1938), **91** : 1-78, pl. I, II.

LAFUSTE, J., & Y. PLUSQUELLEC, 1985. — Structure et microstructure de quelques Micheliniidés et Michelinimorphes (Tabulata paléozoïques). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4[e] sér., 7, C, (1) : 13-63.

LEWIS, H. P., 1927. — *Caninia cylindrica* Scouler and other large *Caninia* from the Carboniferous Limestone of Ireland. *Scient. Proc. R. Dubl. Soc.*, **18** : 373-382, pl. XVI-XVII.

MCCOY, F., 1844. — A synopsis of the characters of the Carboniferous Limestone Fossils of Ireland. Dublin, p. VII, 5-207, pl. I-XXIX.

— 1851. — A synopsis of the classification of the British Palaeozoic Rocks, by A. SEDGWICK, with a systematic Description of the British Palaeozoic fossils in the Geol. Museum of the Univ. of Cambridge, by F. MCCOY. London, Cambridge, 1851 : I-IV, 1-84.

MICHELIN, H., 1841-1848. — Iconographie zoophytologique, description par localités et terrains des Polypiers fossiles de France et pays environnants. Paris, p. I-XII, 1-348, pl. I-LXXIX.

MILNE-EDWARDS, H., & J. HAIME, 1851. — Monographie des Polypiers fossiles des terrains paléozoïques, précédée d'un tableau général de la classification des Polypes. *Archs Mus. Hist. nat., Paris*, **5** : 1-502, 20 pl.

ŒHLERT, D., 1882. — Notes géologiques sur le département de la Mayenne. Angers, Germain & Grassin, 148 p.

ORBIGNY, A. D', 1850-1852. — Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des Animaux Mollusques et Rayonnés. Paris, Masson, I-III, LX, 1013 p.

PELHATE, A., 1971. — Le Carbonifère inférieur du Bassin de Laval, Massif Armoricain. *Mém. Soc. géol. minér. Bretagne*, **15** : 315 p.

— 1979. — Excursion B05, arrêt 4-7 *in* Stratigraphie du Paléozoïque du Massif Armoricain : Le Synclinorium de Laval (dir. P. MORZADEC et A. PELHATE). *Bull. Soc. géol. minér. Bretagne*, (C), (1980), **11** (1-2) : 183-191.

POTY, E., 1981. — Recherches sur les Tétracoralliaires et les Hétérocoralliaires du Viséen de la Belgique. *Meded. Rijks geol. Dienst.*, **35** (1) : 161 p., 63 fig., 9 tab., 34 pl.

RAMSBOTTOM, W. H. C., & M. MITCHELL, 1980. — The recognition and division of the Tournaisien series in Britain. *J. geol. Soc. London*, **137** : 61-63, tab. 1.

SALÉE, A., 1910. — Contribution à l'étude des Polypiers du Calcaire carbonifère de la Belgique. Le genre *Caninia*. *Nouv. Mém. Soc. belge Géol. Paléont. Hydrol.*, **3** : 1-62, pl. 1-9.

— 1913. — Formes nouvelles du genre « *Caninia* ». *Bull. Soc. belge Géol. Paléont. Hydrol.*, **26** (1912) : 41-49, pl. A-D.

SCOULER, J., 1844. — *In* : McCoy : « A Synopsis..... » (voir McCoy, 1844).

SEMENOFF-TIAN-CHANSKY, P., 1974*a*. — Recherches sur les Tétracoralliaires du Carbonifère du Sahara occidental. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris.*, **21** : 316 p., 76 pl.

— 1974*b*. — Données nouvelles sur la microstructure de certains Tétracoralliaires. *Trudy Inst. Geol. Geofiz.*, **201** (1) : 132-144, 2 pl.

SIBLY, T. F., 1906. — On a Carboniferous Limestone (Avonian) of the Mendip Area (Somerset) with especial reference to the palaeontological sequence. *Q. J. geol. Soc., London*, **62** : 324-380, pl. 31-35.

SOMERVILLE, I. D., M. MITCHELL & A. R. E. STRANK, 1986. — An Arundian fauna from the Dyserth area, North Wales and its correlation within the British Isles. *Proc. Yorksh. geol. Soc.*, **46** : 57-75, 7 fig.

THOMSON, J., 1883. — On the development and generic relation of the corals of the Carboniferous system of Scotland. *Proc. R. phil. Soc. Glasgow*, **14** : 296-520, 14 pl.

VUILLEMIN, C., 1986. — Les Tétracoralliaires (Rugosa) du Carbonifère inférieur du Massif Armoricain (France). Thèse d'Université Rennes (inédit), 171 p., 26 pl.

WILMORE, A., 1910. — On the Carboniferous Limestone south of Craven Fault (Grassington — Hellfield District). *Q. J. geol. Soc., London*, **66** : 539-585, fig. 1-5, pl. XXXVIII-XLI.

Toutes les figures (planches I à VIII) se rapportent à des syntypes figurés ou non de « Caninia gigantea » *Michelin, 1843.*

Les étiquettes n'indiquent pas de provenance. Par recoupement avec d'autres collections (Le Mans, Rennes, Nantes), il s'agit très vraisemblablement des carrières de Port-Étroit près de Sablé (Sarthe). Niveau : Formation de Sablé, Tournaisien supérieur ou base du Viséen inférieur.

Les échantillons figurés ici appartiennent à la collection Michelin, Institut de Paléontologie, Muséum d'Histoire naturelle, Paris.

Sauf indication contraire, les photos d'ensemble des coupes transversales sont orientées le septe cardinal vers le haut.

Planche I

Vues externes des syntypes figurés de « *Canina gigantea*» Michelin, 1843, pl. 16, fig. 1a-e. Toutes les vues, grandeur nature.

Siphonophyllia aff. *garwoodi* Ramsbottom & Mitchell, 1980

1. — Éch. S. 11460 : spécimen ayant servi de modèle au dessin de la partie proximale de la figure composite de Michelin, pl. 16, fig. 1a.
2. — Éch. S. 11461 : spécimen ayant servi pour le dessin de la partie distale de la même figure. a et b : profil et calice.
3. — Éch. S. 11464 : syntype figuré de *C. gigantea* Michelin, 1843, pl. 16, fig. 1c. Vue, prise sous l'eau, de la cassure longitudinale naturelle du fragment.

Siphonophyllia hettonensis (Wilmore, 1910)

4. — Éch. S. 11463 : syntype figuré de *C. gigantea* Michelin, 1843, pl. 16, fig. 1b. Surface distale du fragment du polypiérite.

Siphonophyllia gigantea (Michelin, 1843)

5. — Éch. S. 11462 : syntype figuré : Michelin, 1843, pl. 16, fig. 1e. Choisi ici comme lectotype de *S. gigantea* (Michelin). Profil de la partie distale du fragment, montrant les forts bourrelets de réjuvénescence. Ceux-ci ne sont développés que sur cet échantillon ; les paralectotypes et les autres spécimens récoltés dans le Massif Armoricain ne présentent pas de tels bourrelets. Seuls, des facteurs de l'environnement particuliers peuvent expliquer la formation de ces derniers. On les observe d'ailleurs dans beaucoup d'autres espèces.

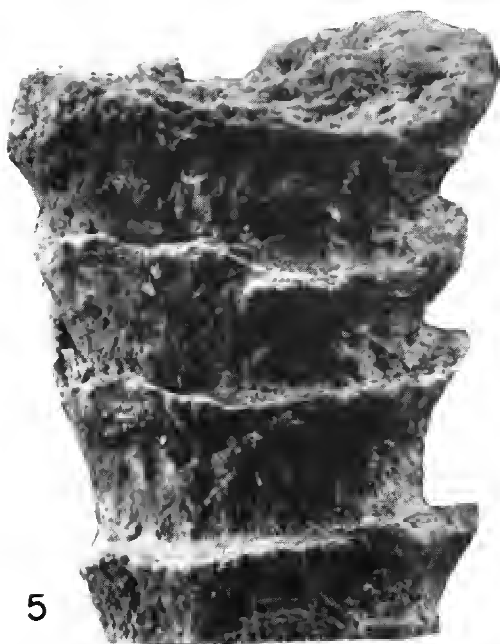
   Deux lames transversales et une longitudinale ont été taillées dans la partie proximale non représentée ici.


1


2a


2b


4


5

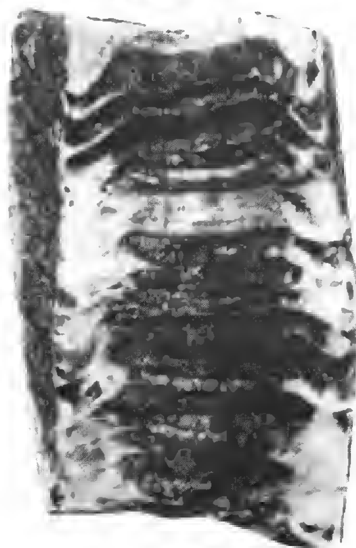
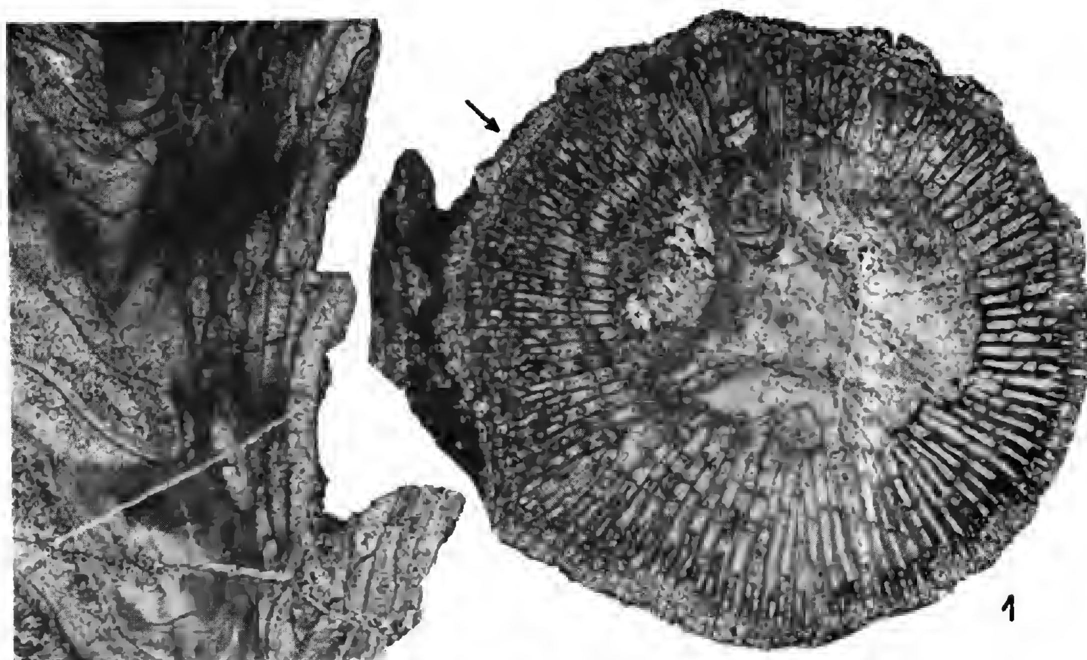

3

PLANCHE I

Planche II

Siphonophyllia gigantea (Michelin, 1843). Lectotype S. 11462

1. — Coupe transversale T1 (× 2). Flèche : emplacement de la figure 4.
2. — Coupe longitudinale (× 2).
3. — Partie grossie de la même coupe, traversant les bourrelets de réjuvénescence. Cette vue montre la disposition verticale des dissépiments les plus internes et la gouttière formée par les bords périphériques des planchers (× 6,7).
4. — Détail de la coupe T1, montrant la forme aplatie des dissépiments transeptaux périphériques, les dissépiments internes, interseptaux,la longueur des septes mineurs (× 10).



3





PLANCHE II

PLANCHE III

Siphonophyllia gigantea (Michelin, 1843)

1-2. — Lectotype S.11462, coupe transversale T2 : 1, ensemble de la coupe (× 2) ; 2, détail de la même lame (fig. 1 : flèche). Sous-zone externe de dissépiments transeptaux de 1[er] ordre, aplatis tangentiellement. Sous-zone interne à dissépiments transeptaux de 2[e] ordre ; dissépiments en arcs-boutants au bord interne du dissépimentarium(× 10).

3. — Paralectotype S. 11465. Coupe transversale. Septes (majeurs et mineurs) à mésoplasme sinueux, alors que le bord latéral du stéréoplasme est aplani (× 25).



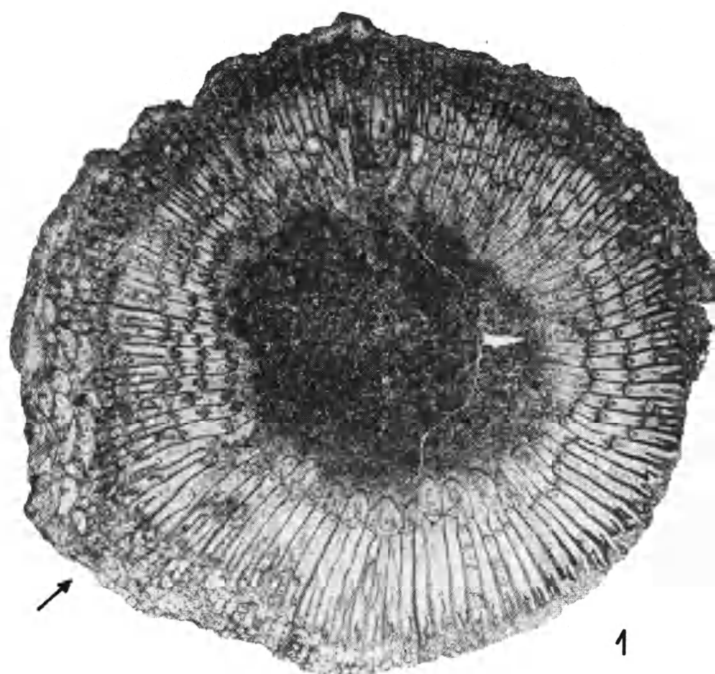




PLANCHE III

Planche IV

Siphonophyllia gigantea (Michelin, 1843)

1-2. — Paralectotype S. 11465 : 1, coupe transversale (× 2), C et K, septes cardinal et antipode ; 2, coupe longitudinale (× 2), dissépiments fortement inclinés ou subverticaux.

3. — Paralectotype S. 11467. Coupe transversale, détail montrant le dissépimentarium, relativement large pour l'espèce, à dissépiments interseptaux bien développés vers l'intérieur (× 6).

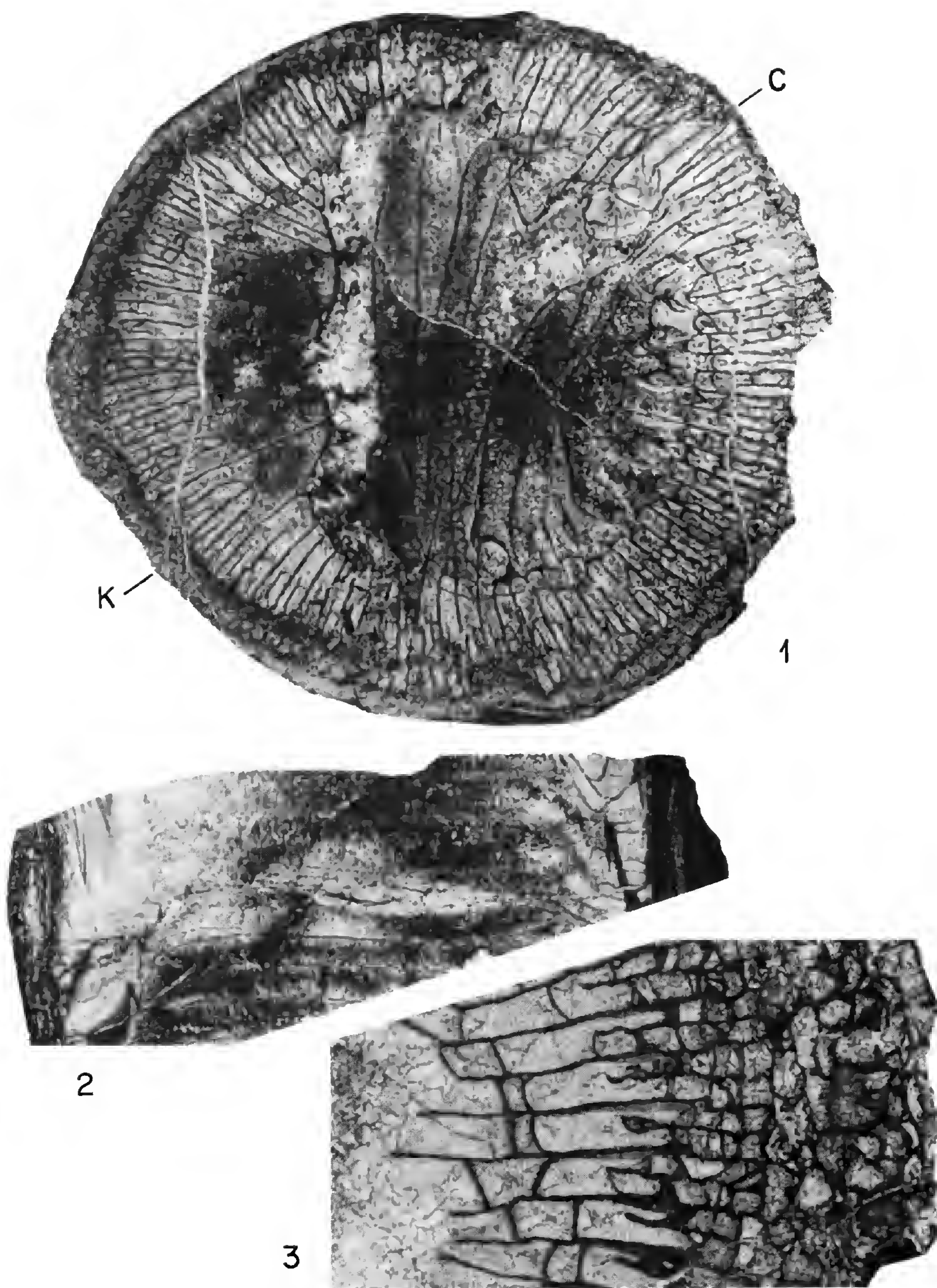
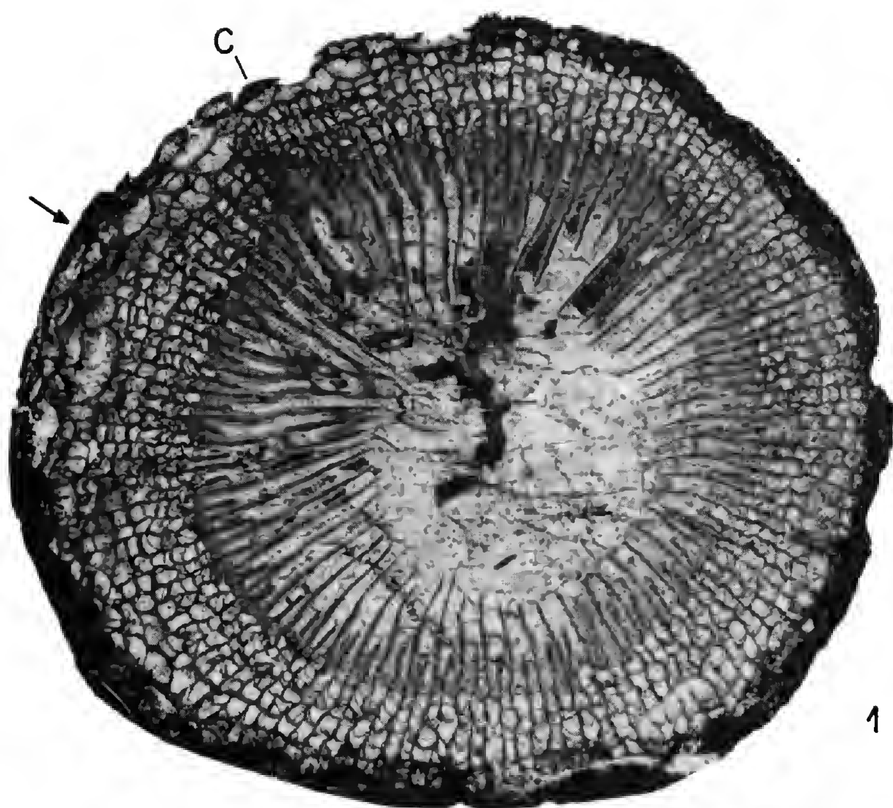


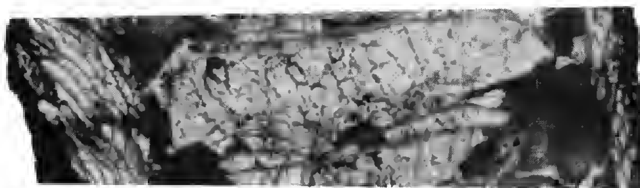
PLANCHE IV

PLANCHE V

Siphonophyllia hettonensis (Wilmore, 1910)

1-3. — Éch. S. 11463, syntype figuré de *Caninia gigantea* Michelin, 1843, pl. 16, fig. 1b : 1, coupe transversale (× 2), C, septe cardinal ; 2, coupe longitudinale (× 1,5) ; 3, coupe transversale, détail (fig. 1 : flèche) (× 6). La sous-zone interne du dissépimentarium montre des dissépiments transeptaux de 2[e] ordre (interrompant les septes mineurs seulement). Dans l'ensemble, les dissépiments interseptaux sont cependant plus fréquents que dans les polypiers du Yorkshire décrits par WILMORE (× 6).





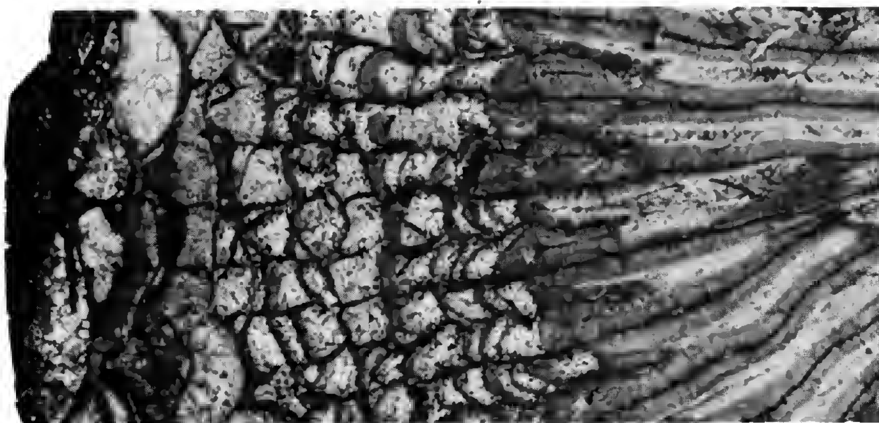


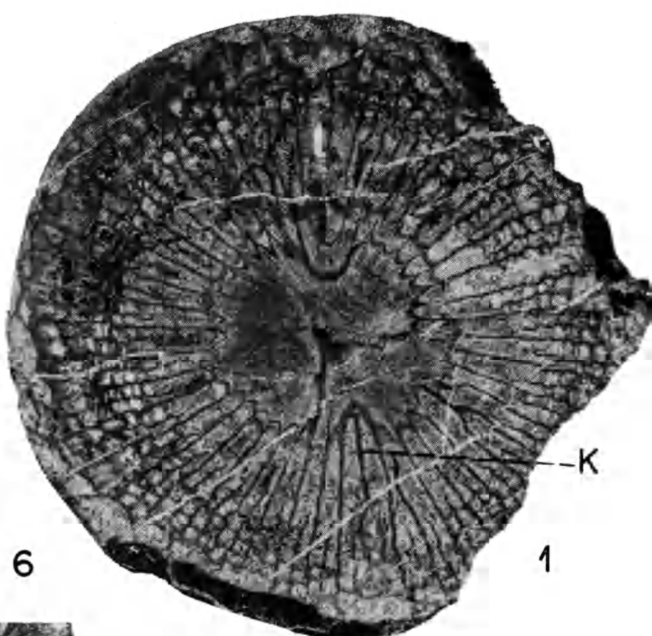
PLANCHE V

PLANCHE VI

Siphonophyllia aff. *garwoodi* Ramsbottom & Mitchell, 1980

1-2. — Éch. S. 11460. Syntype figuré de *Caninia gigantea* Michelin, 1843, pl. 16, fig. 1a (partie proximale de la fig. 1a) : 1, coupe transversale (× 2), K, septe antipode ; 2, coupe longitudinale (× 1,5).
3-4. — Éch. S. 11461. Syntype figuré de *C. gigantea* Michelin, 1843, pl. 16, fig. 1a (partie distale de la figure 1a) : 3, coupe transversale (× 2), K, septe antipode ; 4, coupe longitudinale (× 1,5).
5. — Éch. S. 11466. Syntype non figuré de *C. gigantea* Michelin, 1843. Détail de la coupe transversale (× 4). Dissépiments transeptaux des deux ordres moins développés que dans l'holotype de *S. garwoodi* Ramsbottom & Mitchell (Arundien, Arnside, Cumbria, Angleterre) ; vers l'intérieur, présence fréquente de dissépiments interseptaux simples ou entrecroisés.
6. — Éch. S. 11464. Syntype figuré de *C. gigantea* Michelin, 1843, pl. 16, fig. 1c. Détail de la coupe transversale : fossule et septe cardinal ; dissépiments transeptaux de 1er ordre relativement plus développés (× 3).









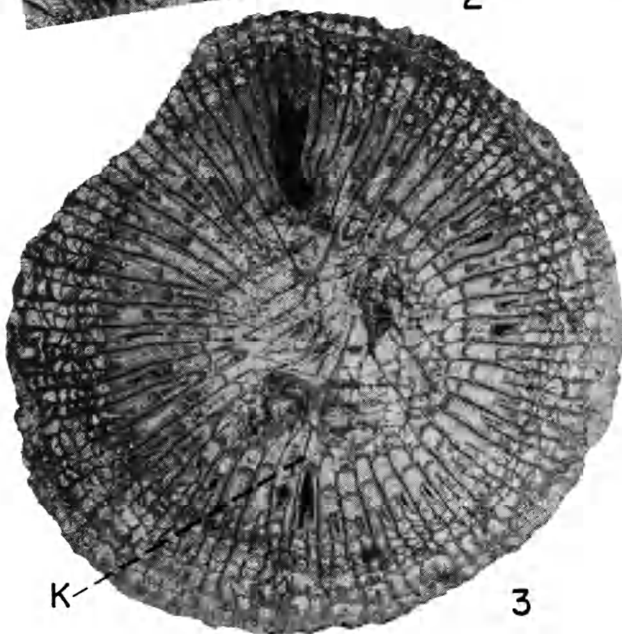




PLANCHE VI

PLANCHE VII

Siphonophyllia aff. *garwoodi* Ramsbottom & Mitchell, 1980

1. — Éch. S. 11466. Syntype non figuré de *C. gigantea* Michelin, 1843. Coupe transversale (× 2). K, septe antipode.

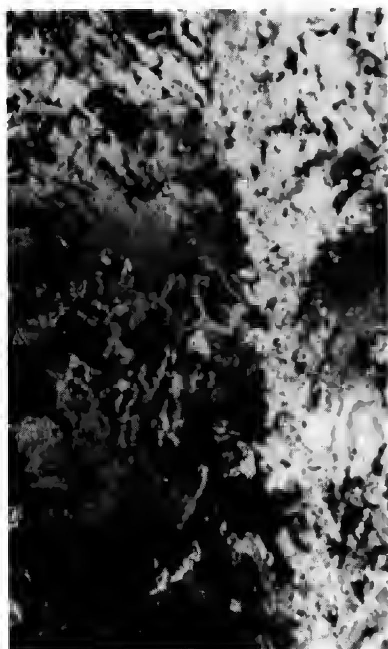
Siphonophyllia gigantea (Michelin, 1843)

2-3. — Paralectotype S. 11467 : 2, coupe transversale (× 2), C, septe cardinal ; 3, microstructure en lame ultra-mince. LFP 67/3 (× 100). Coupe transversale. Région épaissie d'un septe. Axe du polypier vers le haut. Zone claire vers la droite : mésoplasme. A gauche, lamelles du stéréoplasme à orientation plus ou moins parallèle au mésoplasme (en bas), oblique, divergente vers l'axe (en haut).

4. — Lectotype S. 11462. Microstructure en lame ultra-mince (LFP 62/1, × 100). Coupe transversale ; région épaissie d'un septe ; axe du polypier vers le haut. On distingue les lamelles malgré la recristallisation, à orientation divergente de part et d'autre du mésoplasme (m).

Photos 3 et 4 en nicols croisés.





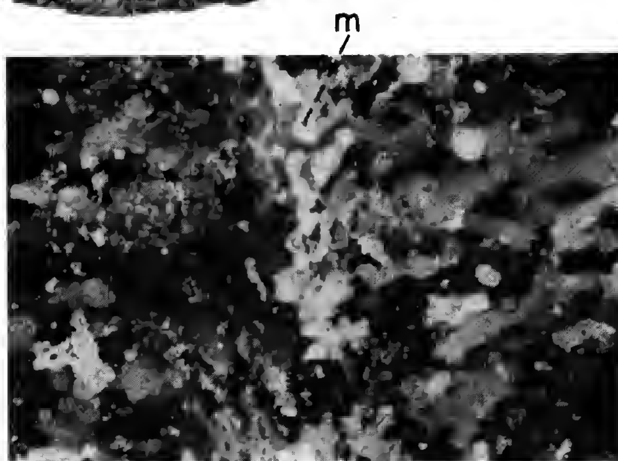




PLANCHE VII

PLANCHE VIII

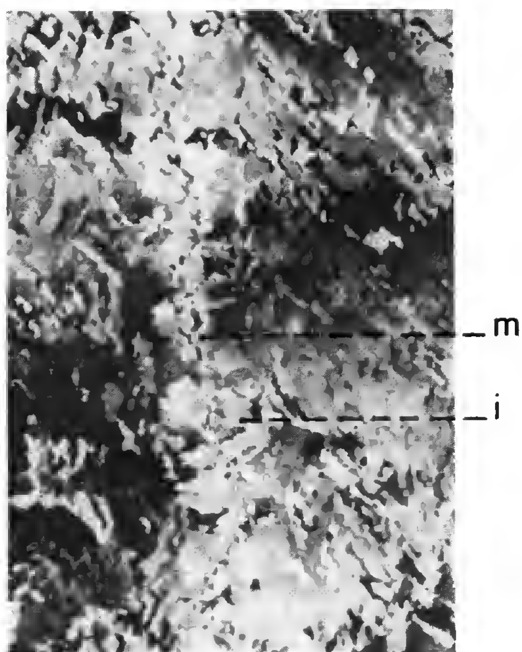
Siphonophyllia gigantea (Michelin, 1843)

Microstructure en lames ultra-minces. Région épaissie de septes en coupes transversales. Axe du polypier vers le haut des figures.

1-2. — Paralectotype S. 11467, lame LFP 67/3 : 1, de part et d'autre du mésoplasme granulaire (m), couches latérales épaisses (stéréoplasme) de lamelles à concavité tournée vers les faces latérales du septe (à gauche ; périodicité irrégulière des empilements de lamelles ; i : couche intermédiaire de micro-éléments « granulo-lamellaires ») (× 100) ; 2, détail du stéréoplasme (× 300). Zone médiane du septe à droite. Forme concave ou « coudée » de la section transversale des lamelles, dont la concavité générale est tournée vers l'extérieur. Face externe des lamelles à cupules (c) dont la concavité est également tournée vers la face latérale du septe.

3-4. — Lectotype S. 11462, lame LFP 62/3 : 3, de part et d'autre du mésoplasme situé au milieu de la zone claire médiane, stéréoplasme à lamelles dont la disposition est comparable à celle de la figure 1 (× 100) ; 4, détail du stéréoplasme lamellaire (× 300). La forme moins régulière des lamelles montre une recristallisation partielle. On distingue néanmoins des cupules à concavité tournée vers la face latérale du septe, située vers la gauche.

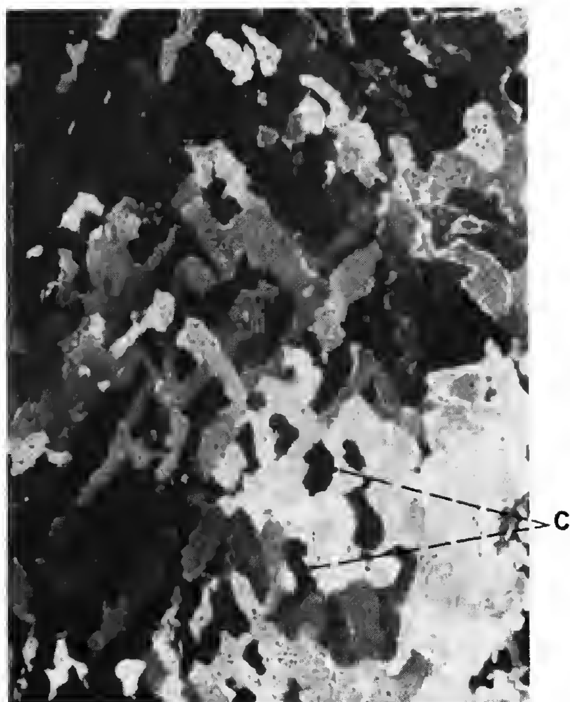
Toutes les photos en nicols croisés.



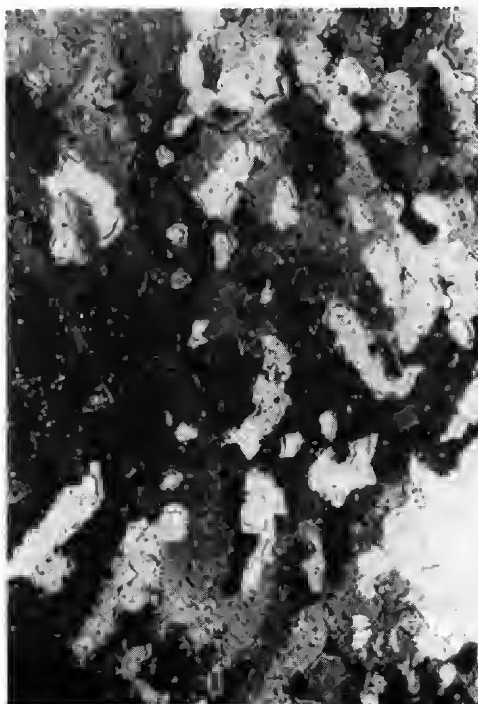
1



3



2



4

PLANCHE VIII

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., **9**, 1987,
section C, n° 3 : 291-301.

Faune et flore de la Formation de Sika (Dévonien inférieur) dans la presqu'île de Dô Son (Viêt Nam)

par Philippe Janvier, Alain Blieck, Philippe Gerrienne
et Tong-Dzuy Thanh

Résumé. — Quelques restes de végétaux, dont certains sont attribuables au genre *Cooksonia*, ainsi que quelques plaques dermiques de Placodermes et des lingules sont décrits dans la Formation de Sika, sur la presqu'île de Dô Son, au sud-est de Haïphong (Viêt Nam). Cette faune et cette flore indiquent un âge Dévonien inférieur, probablement équivalent au Gédinnien ou Lochkovien inférieur d'Europe.

Mots-clés. — Plantes vasculaires, placodermes, lingules, Dévonien inférieur, Viêt Nam, Biostratigraphie.

Abstract. — Plant remains, some of which belonging possibly to the genus *Cooksonia*, as well as some dermal plates of placoderms and lingulids are described from the Sika Formation, in the Dô Son peninsula, South-East of Haiphong (Viêt Nam). These fauna and flora are suggestive of a Lower Devonian age, probably equivalent to the Gedinnian or Lochkovian of Europe.

Key-words. — Vascular plants, placoderms, lingulids, Lower Devonian, Viêt Nam, Biostratigraphy.

P. Janvier, *UA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France.*
A. Blieck, *GRECO 7, Université des Sciences et Techniques de Lille, Laboratoire de Paléobotanique, B.P. 36, 59655 Villeneuve d'Ascq Cedex, France.*
P. Gerrienne, *Université de Liège, Laboratoire de Paléobotanique, 7, place du 20 Août, 4000 Liège, Belgique.*
Tong-Dzuy Thanh, *Université de Hanoi, Laboratoire de Géologie Historique, Dong Da, Hanoi, R.S. du Viêt Nam.*

Introduction

La présence de restes de Vertébrés dans le Dévonien du Viêt Nam a été d'abord signalée par Mansuy (1915), qui figura quelques plaques dermiques d'Antiarches de la Formation de Bacbun (Dévonien inférieur, ?Praguien inférieur) du nord du Tonkin. Plus tard, des géologues et paléontologues vietnamiens découvrirent, lors de travaux de terrain, des gisements à Vertébrés dans plusieurs affleurements du Dévonien inférieur, tous situés au nord de la grande « suture » du Fleuve Rouge : Galéaspides dans la Formation de Sika près de Yên Minh, Galéaspides, Antiarches, Arthrodires, Dipneustes et Youngolépiformes dans la Formation de Bacbun autour de la ville de Thai Nguyên (notamment au village de Trang Xa, district de Vo Nhai). Une liste détaillée de ces faunes de Vertébrés dévoniens du Viêt Nam est donnée par Tong-Dzuy & Janvier (1987).

Au cours d'une mission de terrain organisée en 1986 dans le cadre des accords entre le CNRS (France) et le Viên Khoa Hoc Viêt Nam (CNRS du Viêt Nam), nous avons pu étudier

les affleurements du Dévonien inférieur de la presqu'île de Dô Son, à environ 20 km au sud-est de Haïphong, et nous y avons découvert quelques restes de Vertébrés, ainsi que des niveaux à plantes et à lingules que nous décrivons ici.

Cadre géologique

La presqu'île de Dô Son (fig. 1) est entièrement constituée par des grès de la Formation de Sika, partie inférieure du Groupe de Song Cau. La partie supérieure du Groupe de Song Cau, ou Formation de Bacbun, est relativement bien datée par de riches faunes d'Invertébrés et de Vertébrés qui permettent de la corréler avec la partie supérieure de la Formation de Cuifengshan (« Nakaolingien ») du Yunnan (Chine). En termes européens, l'âge de la Formation de Bacbun serait probablement Praguien [la Formation de Mialé, sus-jacente et caractérisée par *Euryspirifer tonkinensis*, est datée du Praguien (Tong-Dzuy, 1980, 1986)]. En revanche, l'âge de la Formation de Sika est beaucoup moins certain, en raison de sa pauvreté en fossiles. La présence, dans la Formation de Sika à Yên Minh, de Galéaspides proches de

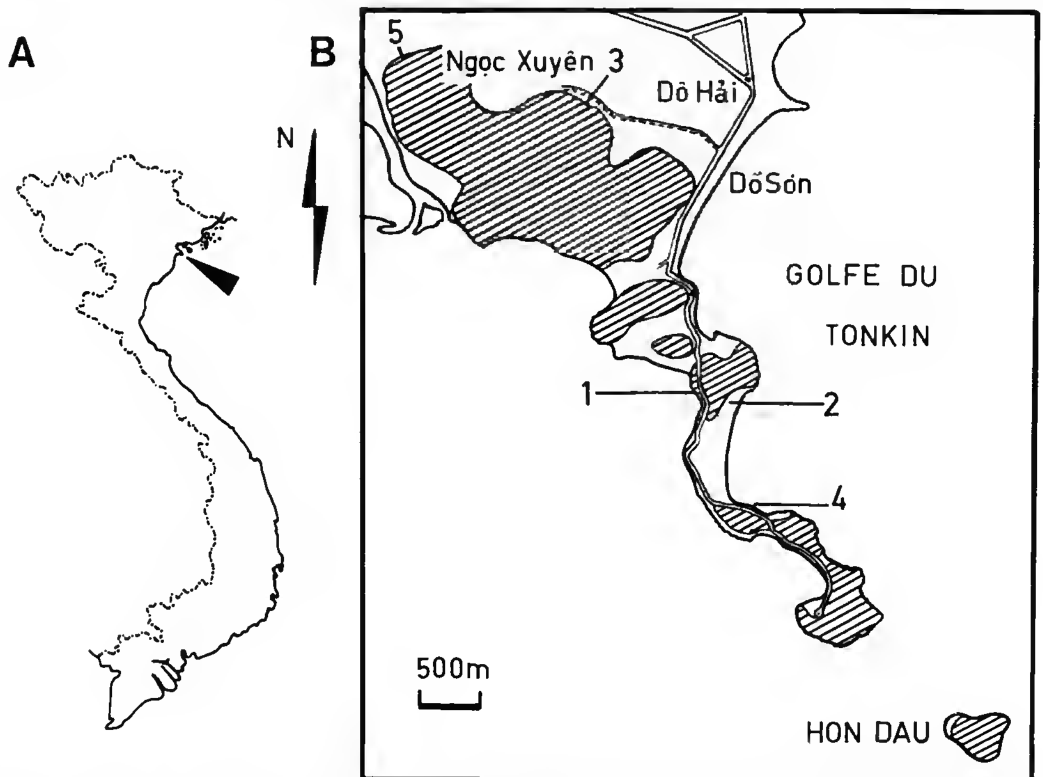


Fig. 1. — A, emplacement de la presqu'île de Dô Son (pointe du triangle noir) sur la carte générale du Viêt Nam; B, carte de la presqu'île de Dô Son montrant l'extension des affleurements de la Formation de Sika (hachuré), ainsi que les diverses localités fossilifères (1-5) mentionnées dans le texte.

Polybranchiaspis gracilis, connu uniquement dans la base de la Formation de Cuifengshan du Yunnan (CAO, 1986), suggère un âge également « nakaolingien » (TONG-DZUY & JANVIER, 1987), mais l'épaisseur de la Formation de Sika est telle que l'on peut envisager qu'elle couvre une très longue période et s'étend au-delà de la limite « Nakaolingien-Lianhuashanien ».

Les pointements gréseux de la presqu'île de Dô Son sont ennoyés dans la plaine alluviale du Fleuve Rouge, et ni la base ni le sommet de la Formation de Sika n'y ont été observés. On y voit une alternance d'épais bancs de grès massifs, généralement blancs ou rosâtres, et de niveaux plus tendres, constitués de grès fins rouges et de lentilles d'argilite bleutée, riches en débris de plantes et en petites lingules. Les bancs de grès rouge tendre montrent souvent de magnifiques niveaux à « terriers » et suggèrent l'existence de paléosols comparables à ceux décrits et cités par RETALLACK (1985) et ALLEN (1985).

Les restes de Vertébrés ont été trouvés dans des galets de grès arkosique qui proviennent très probablement des bancs massifs affleurant sur la plage de la Petite Baie, au pied des ruines de la villa de l'ex-empereur Bao Dai (*1*, fig. 1). Les niveaux d'argilite à plantes sont probablement assez nombreux, mais nous ne les avons trouvés en place qu'en deux endroits : d'une part à l'extrémité nord de la plage de Dô Son (*2*, fig. 1), et d'autre part dans la base des carrières creusées dans la falaise entre Ngoc Xuyên et Dô Hai (*3*, fig. 1), au niveau de Nam Thôn. C'est en ce dernier point que nous avons également récolté des lingules bien conservées.

Signalons également que des restes de Vertébrés avaient été récoltés, il y a une vingtaine d'années, dans la falaise de Ngoc Xuyên (*5*, fig. 1). Malheureusement, ils ont été envoyés en Chine pour détermination et n'en sont jamais revenus.

Les niveaux à « terriers » sont nombreux et particulièrement bien exposés dans les grès rouges qui affleurent à l'extrémité sud de la plage de Dô Son (ancienne « Baie Clateau »; *4*, fig. 1).

REMARQUES SUR LE LITHOFACIÈS

Mise à part sa couleur, la série sédimentaire détritique de la presqu'île de Dô Son offre plusieurs caractères communs à ceux des Vieux Grès Rouges du Dévonien inférieur du Spitsberg observés *in situ* par deux d'entre nous (P. J. et A. B.) en 1969 et 1984. La Formation de Sika à Dô Son et celle de Wood Bay au Spitsberg en particulier sont constituées essentiellement de bancs de « siltstones » centi- à décimétriques, intercalés de niveaux beaucoup plus argileux (les niveaux fossilifères à plantes et lingules *in situ*) et de bancs beaucoup moins fréquents, de grès gris massifs, décimétriques à métriques, à grain moyen ou grossier. La différence majeure réside dans l'absence de couleur rouge des siltstones de Dô Son, ce qui semble dû, en première approximation, au lessivage intense en présence d'un climat actuel tropical humide. Les formes du relief attestent de cette altération importante.

En revanche, nous avons trouvé au niveau de la localité *4* (fig. 1) des figures sédimentaires analogues à celles de la Formation de Wood Bay, à savoir plusieurs bancs de silt quartzeux et argileux, gris clair, à nombreux « tubules » décolorés, perpendiculaires à la stratification, évoquant les « grès fins à nodules calcaires » ou « calcretes » des Old Red Sandstones inférieurs du Pays de Galles (v. notamment ALLEN, 1985; travaux en cours de R. G. THOMAS, Université de Calgary, mission Spitsberg, 1984). Ces niveaux sont situés sous des grès à grain plus grossier, à patine brune, perforés de terriers verticaux et présentant souvent des

obliques. Les surfaces des bancs sont souvent très altérées, « en boules », et permettent plus difficilement une comparaison avec celles des grès du Spitsberg, préservés sous un climat totalement différent. A notre avis, donc, la Formation de Sika à Dō Son offre un faciès typique de « Vieux Grès Rouges » dévoniens, avec notamment des paléosols, mais totalement décolorés (au moins en surface). La série paraît épaisse de plusieurs centaines de mètres, plus silteuse dans ses parties supérieure et inférieure, plus gréseuse dans sa partie moyenne. Elle pend de 10 à 20° vers le Sud-Ouest.

Étude paléontologique

1. **Restes de végétaux** (pl. I : 1-8)

Ceux-ci se présentent le plus souvent sous la forme de débris de petite taille, mêlant axes (pl. I : 1, 4, 6), cuticules (pl. I : 2, 3) et sporanges (pl. I : 5, 7, 8). Ces plantes sont mal conservées, sous forme de compressions « coalifiées » (*sensu* Schopf, 1975) dans des psammites grossiers. La plupart sont dans un état tel qu'une description précise et complète est impossible. Cependant, nous pensons qu'il est utile d'illustrer cette flore pour deux raisons : d'une part, les récoltes de végétaux dans des sédiments datés du Silurien ou de la base du Dévonien inférieur sont peu fréquentes et toute information sur ces époques qui ont vu la différenciation des premières plantes vasculaires est la bienvenue; d'autre part, dans le cas présent, les plantes fournissent des précisions non négligeables quant à la stratigraphie locale. Aucune spore n'a été trouvée dans les échantillons traités.

1.1. Axes

Des axes de divers types ont été recensés : en majorité, ils sont indivis, larges de 0,2 à 2 mm. Tous sont lisses, à l'exception d'un seul (pl. I : 4). Certains montrent une trace plus charbonneuse au centre de l'axe, témoin possible d'un faisceau vasculaire (pl. I : 1).

Quelques axes ramifiés ont été découverts. Le plus grand nombre de ceux-ci est divisé par dichotomie isotome (les deux axes résultant de la division ont une largeur plus ou moins égale). Cependant, deux spécimens se distinguent : 1) le spécimen figuré planche I (6) est un axe montrant une ramification en H. L'axe est large de 0,5 mm et se divise deux fois consécutivement, les deux branches issues de la dichotomie isotome croissant en sens diamétralement opposés; 2) le spécimen figuré planche I (4) est un axe ramifié par dichotomie anisotome : on y voit la différenciation d'axes latéraux, nettement moins larges (1,5 mm) que l'axe principal (2,3 mm). Cet axe est peut-être porteur d'émergences sous forme d'épines. Celles-ci n'ont pas été identifiées de manière indiscutable sur les bords de l'axe, mais les taches circulaires noires à la surface de celui-ci (pl. I : 4, flèches) peuvent être les cicatrices laissées par la base des épines.

Banks (1980) date de la base du Dévonien inférieur l'apparition des ramifications en H (typiques du genre *Zosterophyllum* Penhallow, 1892, qui apparaît à la même époque) mais Edwards (1979) rapporte l'existence dans le Silurien supérieur des « Vieux Grès Rouges » du Pays de Galles d'axes ramifiés de manière voisine, mais pas identique (Edwards, 1979 : pl. 6, fig. 10, 12 et p. 46).

Chaloner & Sheerin (1979) situent les premières ramifications latérales dans les sédiments siegéniens (Chaloner & Sheerin, 1979 : fig. 3), mais Banks (1980) place l'apparition de la division dichotome anisotome dans sa zone d'assemblage II (zone à *Zosterophyllum*) qui débute avec le Dévonien et Edwards (1979) et Edwards & Rogerson (1979) signalent de bien curieuses formes à ramifications latérales dès le Silurien supérieur.

1.2. Sporanges

Parmi les débris d'axes se remarquent quelques sporanges isolés. Ceux-ci ont un aspect réniforme (pl. I :7), arrondi (pl. I : 8) ou ovale (pl. I : 5).

Le spécimen illustré planche I (9) est formé d'un sporange de contour subcirculaire, large de 2,8 mm et haut de 2,4 mm, porté par un axe large de 0,8 mm, dont les bords sont parallèles jusque sous le sporange. Aucune bordure n'est visible.

Edwards (1979 : 25) a résumé les difficultés rencontrées dans la délicate détermination de pareils spécimens. Les caractères sont en effet peu nombreux et, souvent, la situation est rendue encore plus difficile par le nombre d'exemplaires disponibles.

Le spécimen de la planche I (4) peut être attribué au genre *Cooksonia* Lang, 1937, qui regroupe les axes ramifiés par dichotomies isotomes et porteurs de sporanges terminaux plus larges que hauts. Plusieurs espèces ont été décrites, mais le spécimen illustré ici montre trop peu de caractéristiques et est trop mal conservé pour être déterminé au rang spécifique. Son intérêt stratigraphique demeure néanmoins, notamment en raison de sa taille relativement grande. En effet, le genre *Cooksonia* est connu depuis le Whitcliffien (sommet du Ludlow, Silurien supérieur, Edwards & Rogerson, 1979) jusque dans la partie supérieure du Dévonien inférieur (Yurina, 1964). On peut remarquer un net accroissement de la taille des sporanges de *Cooksonia* au long de l'échelle stratigraphique : les plus petits sont en général les plus vieux (les spécimens décrits par Edwards & Rogerson, 1979, mesurent au maximum 1,0 mm de hauteur et 1,5 mm de largeur) alors que le *Cooksonia* de Yurina (1964), daté de la fin du Dévonien inférieur, atteint 2,75 à 4,5 mm de hauteur et 3,5 à 5,67 mm de largeur. La taille de notre *Cooksonia* est grande (2,8 mm sur 2,4 mm). De telles formes sont généralement récoltées dans des sédiments éodévoniens basaux plutôt que siluriens.

Plusieurs autres sporanges ont été découverts : deux d'entre eux sont illustrés ici (pl. I : 5, 7) mais ne peuvent être déterminés. Le premier (pl. I : 5) est de forme ovale, large de 1,0 mm et haut de 1,5 mm, porté par un axe ou pédicelle large de 0,3 mm, qui s'élargit progressivement sous le sporange. Aucune bordure n'est visible. Le second sporange (pl. I : 7) est incomplet mais était vraisemblablement réniforme, large de 1,9 mm et haut de 1,5 mm ; son contour est souligné par une bordure plus sombre, large de 0,05 à 0,1 mm. Ses affinités sont énigmatiques.

Le sporange ovale est très proche d'un sporange récolté par Edwards (1979 : pl. 2, fig. 11) dans le Silurien supérieur (« Lower Old Red Sandstone » du Pays de Galles). Le sporange réniforme n'est pas complet et il serait hasardeux de lui attribuer un âge quelconque.

1.3. Cuticules

Assez nombreuses sur les surfaces fossilifères, des cuticules (pl. I : 2-3) ont été observées. Le détail (pl. I : 2) montre qu'il s'agit d'une forme perforée. Les perforations sont régulièrement proches et d'un diamètre de 6,0 à 11,0 μm. La cuticule elle-même est uniformément noire. Aucun tube n'a été observé. Cet organisme est proche d'une forme récoltée dans le Silurien supérieur et classée par Edwards (1982 : fig. 32) dans sa catégorie 6.

On sait peu de choses au sujet de ces cuticules : elles appartiennent vraisemblablement à des plantes non vasculaires d'affinités incertaines. Elles sont récoltées depuis la fin du Silurien jusque dans le Dévonien inférieur. Certaines d'entre elles peuvent être rapportées au genre *incertae sedis Nematothallus* Lang, 1937. La détermination des cuticules du Dévonien de Dô Son n'a pas été possible; elles sont trop mal conservées et elles n'apportent donc aucune précision stratigraphique.

2. **Lingules** (pl. I : 9)

Les lingules sont petites, à bord arrondi et souvent associées à des débris de plantes dans les argilites ou psammites bleutés. Ce sont là des conditions de gisement très semblables à celles que l'on rencontre, par exemple, dans le Dévonien inférieur du Spitsberg, et qui indiquent l'existence de brusques apports d'eau douce ayant provoqué une baisse de la salinité et tué les lingules de la zone intertidale (Goujet & Emig, 1985).

Le contour subpentagonal et la petite taille (6 × 4 mm) des lingules fossiles de Dô Son évoquent certaines espèces du genre *Laima* Gravitis (*in* Sorokin *et al.*, 1981 : pl. 24 : 17-19) connues dans les Pays Baltes du Silurien supérieur au Dévonien moyen (*ibid.* : fig. 74).

3. **Vertébrés** (fig. 2; pl. I : 10-11)

Seules deux plaques dermiques de placodermes, conservées en empreintes, ont été découvertes. L'une est un fragment portant une ornementation de tubercules pointus et limité sur un côté par une crête saillante portant elle-même des tubercules épineux (pl. I : 10). Cette crête évoque celle qui souligne l'arête ventrolatérale des plaques ventrolatérales du thorax des Antiarches, en particulier des Yunnanolépiformes (Zhang, 1978, 1980). L'ornementation est toutefois constituée de tubercules irréguliers, bien séparés, et donc assez différents de ceux des Yunnanolépiformes typiques. Compte tenu de cette ornementation, il pourrait s'agir d'un fragment de la partie postérodorsale du bouclier d'un Galéaspide, la crête correspondant alors à la crête médiane dorsale.

La seconde plaque est une plaque médiane ventrale postérieure, ornée de gros tubercules mousses et portant d'étroites surfaces de recouvrement bien délimitées (fig. 2A; pl. I :11). L'ornementation, mais surtout l'aspect des surfaces de recouvrement, étroites et bien séparées de la surface tuberculée par une petite « marche », évoquent nettement les plaques des Antiarches. En revanche, elle présente une surface de recouvrement pour une plaque médiane ventrale antérieure (*s.r. MVA*, fig. 2A); or, aucun Antiarche connu, même les plus primitifs comme les Yunnanolépiformes (fig. 2C), ne possèdent de plaque médiane ventrale antérieure (fig. 2C). L'unique plaque médiane ventrale, de contour carré, est isolée entre les plaques antéro- et postéroventrales (*MV*, fig. 2C). Un contact entre les deux plaques médianes ventrales existe de manière presque constante chez les Arthrodires (fig. 2B), mais les proportions de la plaque médiane ventrale postérieure y sont différentes de celles que l'on observe sur notre spécimen : les surfaces de recouvrement pour les plaques antéroventrolatérales sont plus longues, chez les Arthrodires, que celles pour les plaques postéroventrolatérales. La situation est inverse sur le spécimen de Dô Son (pl. I : 11). En outre, les surfaces de recouvrement des plaques dermiques des Arthrodires sont plus larges et rejoignent en pente douce la surface ornementée de la plaque. Enfin, la limite de la surface ornementée, le long de

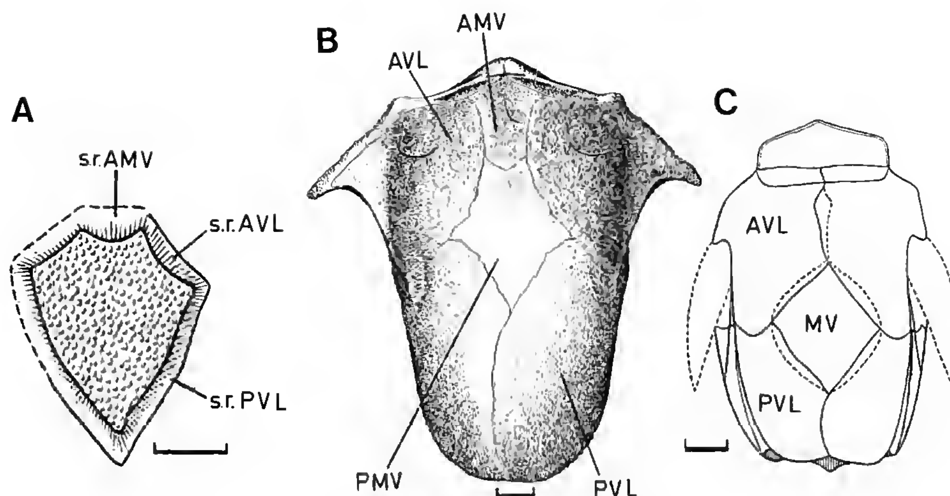


FIG. 2. — A, reconstitution de la plaque médiane ventrale postérieure du Dévonien de Dô Son, vue ventrale; B, reconstitution de la cuirasse dermique thoracique d'un Arthrodire, *Harrytoombsia elegans*, du Dévonien supérieur d'Australie (d'après MILES & DENNIS, 1979), montrant l'emplacement de la plaque médiane ventrale postérieure; C, reconstitution de la cuirasse d'un Antiarche Yunnanolépiforme, *Yunnanolepis chii*, du Dévonien inférieur de Chine (d'après ZHANG, 1978) : vue ventrale montrant l'emplacement de la plaque médiane ventrale. (Échelles : 10 mm.)

Plaques dermiques : *AMV*, médiane ventrale antérieure; *AVL*, antéroventrolatérale; *MV*, médiane ventrale; *PMV*, médiane ventrale postérieure; *PVL*, postéroventrolatérale. *s.r.*, surfaces de recouvrement.

la surface de recouvrement pour la plaque postéroventrolatérale, est concave chez les Arthrodires et convexe sur notre spécimen, comme chez la majorité des Antiarches.

Cette plaque de Dô Son est donc paradoxale. S'agit-il d'une plaque médiane ventrale postérieure d'un Arthrodire inconnu ou bien d'un Antiarche extrêmement primitif, plus primitif, en tout cas, que les Yunnanolépiformes? Pour le moment, nous ne tranchons pas entre ces deux interprétations possibles. On peut également envisager qu'il s'agit là d'une plaque d'Antiarche anormale, et que la surface de recouvrement surnuméraire serait non pas celle de la plaque médiane ventrale antérieure, mais d'un os anamestique ou d'un lobe de la plaque antéroventrolatérale droite.

CONCLUSIONS

La Formation de Sika se présente à Dô Son sous un faciès « Vieux Grès Rouge » typique, comparable à celui que l'on rencontre dans le Dévonien inférieur du Pays de Galles ou du Spitsberg. Elle présente également le même inconvénient : la relative pauvreté en fossiles. C'est pour cette raison que les moindres indices paléontologiques revêtent un grand intérêt. Soulignons tout d'abord que les deux plaques de Placoderme indiquent un âge dévonien plutôt que silurien. Les Placodermes sont inconnus au Silurien, sauf en Chine où des restes douteux d'Antiarches auraient été découverts. Cette exception est sujette à caution, car de sérieux

doutes planent sur certaines datations des gisements à Vertébrés du Silurien de Chine. Si la plaque médiane ventrale de Dô Son appartient bien à un Antiarche, un âge Dévonien basal est plausible et conforme à l'âge habituellement avancé pour la Formation de Sika.

De même, la combinaison des caractères montrés par les macrofossiles végétaux (ramifications latérales, ramifications en H, grand sporange de *Cooksonia*) parle en faveur d'un âge dévonien basal plutôt que silurien supérieur. Quant aux lingules, elles n'apportent pour l'heure aucune précision stratigraphique supplémentaire puisque leur détermination préliminaire les rapporte à un genre connu à la fois au Silurien et au Dévonien.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLEN, J. R. L., 1985. — Marine to freshwater : the sedimentology of the interrupted environmental transition (Ludlow-Siegenian) in the Anglo-Welsh region. *Phil. Trans. R. Soc.*, London, B **309** (1138) : 85-104.

BANKS, H. P., 1980. — Floral assemblages in the Siluro-Devonian. *In* : Biostratigraphy of fossil plants (D. L. DILCHER & T. N. TAYLOR eds), p. 1-24, Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg.

CAO, R., 1985. — Pisces. *In* : The Middle Silurian and Early Devonian stratigraphy and palaeontology of the Qujing District, Yunnan (R. FANG *et al.* eds), p. 106-117, Yunnan Academy of Sciences, Kunming. (En chinois.)

CHALONER, W. G., & A. SHEERIN, 1979. — Devonian macrofloras. *In* : The Devonian System (M. R. HOUSER, C. T. SCRUTTON & M. G. BASSETT eds), *Spec. Pap. Palaeont.*, **23** : 145-161.

EDWARDS, D., 1979. — A late Silurian flora from the Lower Old Red Sandstone of south-west Dyfed. *Palaeontology*, **22** : 23-52.

— 1982. — Fragmentary non-vascular plant microfossils from the Late Silurian of Wales. *J. Linn. Soc.*, Botany, London, **84** ; 223-256.

EDWARDS, D., & E. C. W. ROGERSON, 1979. — New records of fertile Rhyniophytina from the Late Silurian of Wales. *Geol. Mag.*, **116** : 93-98.

GOUJET, D., & C. C. EMIG, 1985. — Des *Lingula* fossiles, indicateurs de modifications de l'environnement dans un gisement du Dévonien inférieur du Spitsberg. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **301**, 2 (13) : 945-948.

LANG, W. H., 1937. — On the plant remains from the Downtonian of England and Wales. *Phil. Trans. R. Soc.*, London, B **227** : 245-291.

MANSUY, H., 1915. — Contribution à l'étude des faunes de l'Ordovicien et du Gothlandien du Tonkin. *Mém. Serv. géol. Indoch.*, **4** (3) : 1-17.

PENHALLOW, D. P., 1892. — Additional notes on Devonian plants from Scotland. *Can. Rec. Sci.*, **5** : 1-13.

RETALLACK, G. J., 1985. — Fossil soils as grounds for interpreting the advent of large plants and animals on land. *Phil. Trans. R. Soc.*, London, B **309** (1138) : 105-142.

SCHOPF, J. M., 1975. — Modes of fossil preservation. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **20** : 27-53.

SOROKIN, V. S., L. A. LYARSKAYA, L. S. SAVVAITOVA *et al.*, 1981. — Devon i Karbon Pribaltiki [The Devonian and Carboniferous of the Prebaltic Region]. Riga, Zinatne publ., 502 p. (En russe.)

TONG DZUY, T., 1980. — Stratigraphia devonskik otlojenii vietnama [Stratigraphie du Dévonien du Viet Nam]. *Geologia Geophysika*, Nauka, Novosibirsk, **4** : 46-58. (En russe.)

— 1986. — Hê Devon o Viêt Nam [Le Dévonien du Viêt Nam]. Nha Xuat Ban Khoa Hoc Va Ky Thuat (Éditions Scientifiques et Techniques), Hanoi, 141 p. (En vietnamien.)

TONG DZUY, T., & P. JANVIER, 1987. — Les Vertébrés dévoniens du Viêt Nam. *Annls Paléont.* (sous presse).

YURINA, A., 1964. — [New Devonian species of the genus *Cooksonia*]. *Paleont. Zh.*, special reprint, 1 : 107-113. (En russe.)

ZHANG, G., 1978. — The antiarchs from the early Devonian of Yunnan. *Vertebr. palasiat.*, **16** (3) : 147-186. (En chinois avec résumé anglais.)

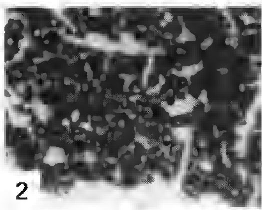
ZHANG, M. M., 1980. — Preliminary note on a Lower Devonian antiarch from Yunnan, China. *Vertebr. palasiat.*, **18** (3) : 179-190. (En chinois avec résumé anglais.)

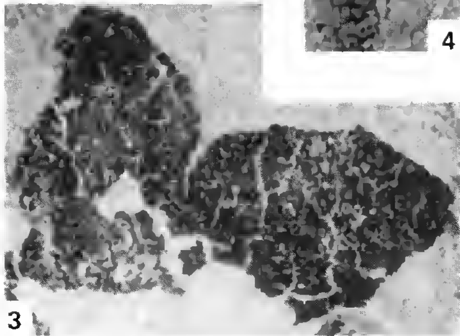
Planche I

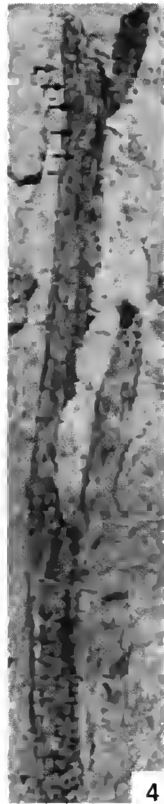
Restes de végétaux, lingules et plaques de Placodermes, Formation de Sika, Dévonien inférieur, presqu'île de Dô Son, Viêt Nam. Collection du Département de Géologie Historique, Université de Hanoï, Viêt Nam. (Fig. 1-8, végétaux, localité 2; fig. 9, lingules, localité 3; fig. 10-11, vertébrés, localité 1.)

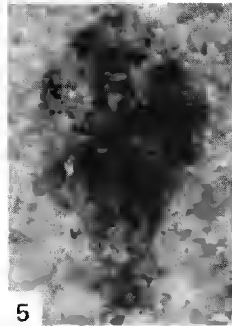
1 : Axe nu montrant les restes d'une possible trace vasculaire. Échelle : 1 mm.
2 : Détail du centre de la cuticule illustrée en figure 3. Échelle : 1 mm.
3 : Vue générale d'une cuticule perforée. Échelle : 1 mm.
4 : Axe portant des ramifications latérales. Dans sa partie supérieure, les flèches repèrent les points sombres interprétés comme les cicatrices de la base d'éventuelles épines. Échelle : 1 mm.
5 : Sporange ovale, sans bordure. Échelle: 1 mm.
6 : Ramification en H d'un axe lisse. Échelle : 1 mm.
7 : Sporange réniforme, avec bordure. Échelle : 1 mm.
8 : Sporange attribuable à *Cooksonia* sp. Échelle : 1 mm.
9 : Valves isolées de lingules attribuables au genre *Laima*. Échelle : 1 mm.
10 : Placoderme indéterminé; plaque médiane ventrale postérieure. Échelle : 10 mm.
11 : ? Antiarche ou Galéaspide indéterminé; fragment d'os dermique. Échelle : 10 mm.

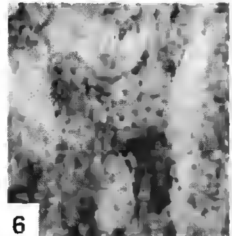


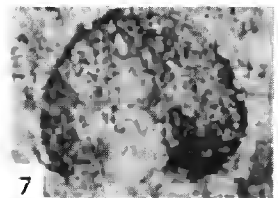
















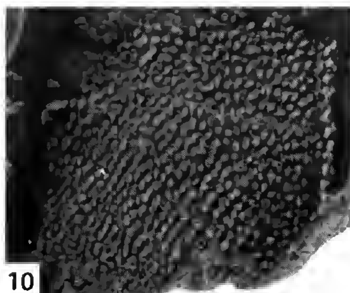




PLANCHE I

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4ᵉ sér., 9, 1987,
section C, n° 3 : 303-311.

Découverte d'*Hispanotherium* et de *Gaindatherium* (Rhinocerotidae, Mammalia) dans le Miocène de France

par Léonard GINSBURG, François MAUBERT et Miguel TELLES-ANTUNES

Résumé. — Des restes de deux Rhinocérotidés jusqu'alors considérés en Europe comme exclusivement cantonnés dans la péninsule ibérique, *Gaindatherium* et *Hispanotherium*, viennent d'être retrouvés dans le Miocène moyen du Bassin de la Loire : *Gaindatherium* dans les sables de Beaugency-Tavers, et *Hispanotherium* dans les faluns d'Anjou. *Gaindatherium* est connu au Portugal dans des niveaux légèrement plus anciens que les faluns, et *Hispanotherium* dans des niveaux sensiblement du même âge ou à peine plus anciens qu'en France. La migration s'est faite à partir de la péninsule ibérique. Il semble qu'en France, la migration n'ait pas dépassé le bassin de la Loire.

Abstract. — Until now, the two middle Miocene rhinocerotids *Gaindatherium* and *Hispanotherium* were previously recorded in Europa only in Iberian Peninsula. We have just found both in the lower part of the Middle Miocene of the Loire Basin, *Gaindatherium* in the continental sands of Beaugency-Tavers, and *Hispanotherium* in the "Falun of Anjou". The former is known in Portugal at a slighty earlier horizon than the falun, and the latter in the same or about the same level as in France. Both genera are considered to have migrate from Spain to France.

L. GINSBURG, *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*
F. MAUBERT, *BRMG, Boîte Postale 6009, 45018 Orléans cedex.*
M. TELLES-ANTUNES, *Centro de Estratigrafia e Paleobiologia, Universidade Nova de Lisboa, Quinta da Torre, 2825 Monte da Caparica, Portugal.*

Le petit Rhinocérotidé coureur *Hispanotherium* a été longtemps considéré comme un animal endémique ibérique. Il a d'abord été décrit par E. LARTET (*in* PRADO, 1864) sous le nom de *Rhinoceros matritensis* à partir de dents isolées trouvées à Puente de Toledo à Madrid. Cette trouvaille est passée presque inaperçue. Il n'est donc pas étonnant que ZBYSZEWSKI (1952), ayant écouté l'avis d'ARAMBOURG, n'ait comparé un individu découvert dans le gisement portugais de Quintanelas qu'avec les *Chilotherium* dont il partageait, en particulier, l'abondance de cément entre les cuspides dentaires. Comme la pièce ne correspondait à aucune des formes connues de ce genre, il a établi sur elle une espèce nouvelle : *Chilotherium quintanelensis*. Entre temps, CRUSAFONT et VILLALTA (1947) avaient considéré le *Rh. matritensis* comme l'espèce-type d'un genre nouveau : *Hispanotherium*. Quelques années plus tard, les mêmes auteurs (1955) ayant repris la question ont considéré le matériel de Quintanelas comme relevant aussi d'*Hispanotherium matritensis*.

C'est en se basant principalement sur le fait qu'*Hispanotherium* n'était connu que dans la presqu'île ibérique et que le genre *Cainotherium*, jusqu'alors inconnu dans les gisements post-aquitaniens, se trouvait en abondance dans certains gisements du Burdigalien espagnol que CRUSAFONT a développé ses idées sur l'endémisme ibérique.

Une étude sur *Hispanotherium* portant sur du matériel de Lisbonne a été le thème d'une conférence faite par VIRET en 1958 et publiée plus tard à l'initiative de l'un d'entre nous (ANTUNES, VIRET et ZBYSZEWSKI, 1973), avec des remarques complémentaires.

Cependant, *Hispanotherium* existait bien ailleurs. Il a été signalé plusieurs fois en Asie, mais sous d'autres noms : le *Dicerorhinus caucasicus* (Borissiak, 1938) du Caucase, le *Beliajevina tekkayi* (Heissig, 1974) de Turquie, ainsi que le *Begertherium borissiaki* (Beliajeva, 1971) de Mongolie et le *Coementodon oettingenae* (Heissig, 1972) des couches du Chinji au Pakistan entrent aussi, d'après nous (ANTUNES et GINSBURG, 1983), dans le genre *Hispanotherium*. Le genre a en plus été signalé nominalement en Turquie par HEISSIG (1974) avec *Hispanotherium grimmi* et en Chine par ZHAI REN-JIE (1978) avec *Hispanotherium lintungensis*.

L'historique de *Gaindatherium*, sans être exactement le calque de celui d'*Hispanotherium*, offre cependant une certaine analogie. Le genre *Gaindatherium* n'était en effet connu, jusqu'à notre révision des Rhinocérotidés du Miocène de Lisbonne (ANTUNES et GINSBURG,1983), que dans les Siwaliks (COLBERT, 1934). Or nous avions reconnu, parmi les Rhinocérotidés du Miocène lisbonnais, des restes qui ne s'accordaient avec aucune des formes déjà connues en Europe. Le mémoire d'HEISSIG sur les Rhinocérotidés du Pakistan (1972) où étaient figurés des matériaux caractéristiques, en particulier des prémolaires et des molaires supérieures de *Gaindatherium*, nous a permis de rapporter à ce genre nos restes énigmatiques.

Signalons au passage la présence dans le Miocène de Lisbonne d'un troisième genre de Rhinocérotidé à affinités asiatiques, *Chilotherium*, lequel n'a été signalé ailleurs en Europe qu'en Italie centrale (GUÉRIN, 1980).

La présence simultanée, dans le Miocène de Lisbonne, des trois genres *Hispanotherium*, *Gaindatherium* et *Chilotherium* inconnus tant en France qu'en Allemagne et pour ainsi dire dans toute l'Europe du nord des Alpes, posait un problème paléogéographique. Ces animaux venaient manifestement d'Asie. Les voies nord-alpine et africaine nous sont apparues difficilement conciliables avec les faits. Aussi avons-nous avancé l'hypothèse d'une migration médio-méditerranéenne, les différents massifs émergés alors au milieu de la paléo-méditerranée (Zagros, Anatolie, Balkans, Dinarides, massif de Trieste, Apennins, Tyrrhénide, Bétique) pouvant facilement servir de relais avec l'Orient (GINSBURG et ANTUNES, 1979 ; ANTUNES, 1979). La présense d'*Hispanotherium* en Turquie et celle de *Chilotherium* dans l'Apennin central, c'est-à-dire en deux points importants de la guirlande insulaire médio-méditerranéenne, viennent à l'appui de notre hypothèse.

A propos du *Chilotherium* d'Italie, une petite discussion s'impose. La pièce est une mandibule subcomplète provenant de Monte delle Piche dans les environs de Rome. Le premier auteur qui l'a signalée, PORTIS (1899), l'attribua à *Rh. schleiermacheri* et la plaça dans le Pontien. En fait, d'après KOTZAKIS (communication orale à GUÉRIN), il n'y a pas de Miocène supérieur dans le secteur. Il est donc infiniment probable que PORTIS ait donné l'âge du gisement d'après sa détermination paléontologique. La détermination s'étant révélée inexacte, l'âge du gisement tombe avec et l'on peut suggérer, par comparaison avec l'âge du matériel de Lisbonne, qu'il s'agit du Miocène moyen.

A Lisbonne, les trois genres en question ont une durée de vie assez courte : *Gaindatherium* apparait au niveau Va (qui correspond au Burdigalien terminal) et se poursuit jusqu'au niveau Vb, d'âge langhien. Ce niveau Vb voit aussi l'apparition d'*Hispanotherium* et de *Chilotherium*. Les trois genres ne montent pas plus haut, sauf peut-être *Hispanotherium* qui est connu dans le seul gisement de Quintanelas dont l'âge pourrait être légèrement plus récent que le Vb.

Il est intéressant de noter qu'à l'époque de la migration de *Gaindatherium* apparaît par migration, en France et en Allemagne, un Rhinocérotidé de taille comparable, *Brachypotherium brachypus*, lequel justement n'est pas connu au sud des Pyrénées. Ce fait souligne qu'il y a eu deux voies contemporaines de migration.

NOUVELLES DÉCOUVERTES. — Ces dernières années, la révision de collections anciennes et des fouilles et récoltes nouvelles ont permis de relever quelques dents caractéristiques de *Gaindatherium* et d'*Hispanotherium* dans le Miocène ligérien.

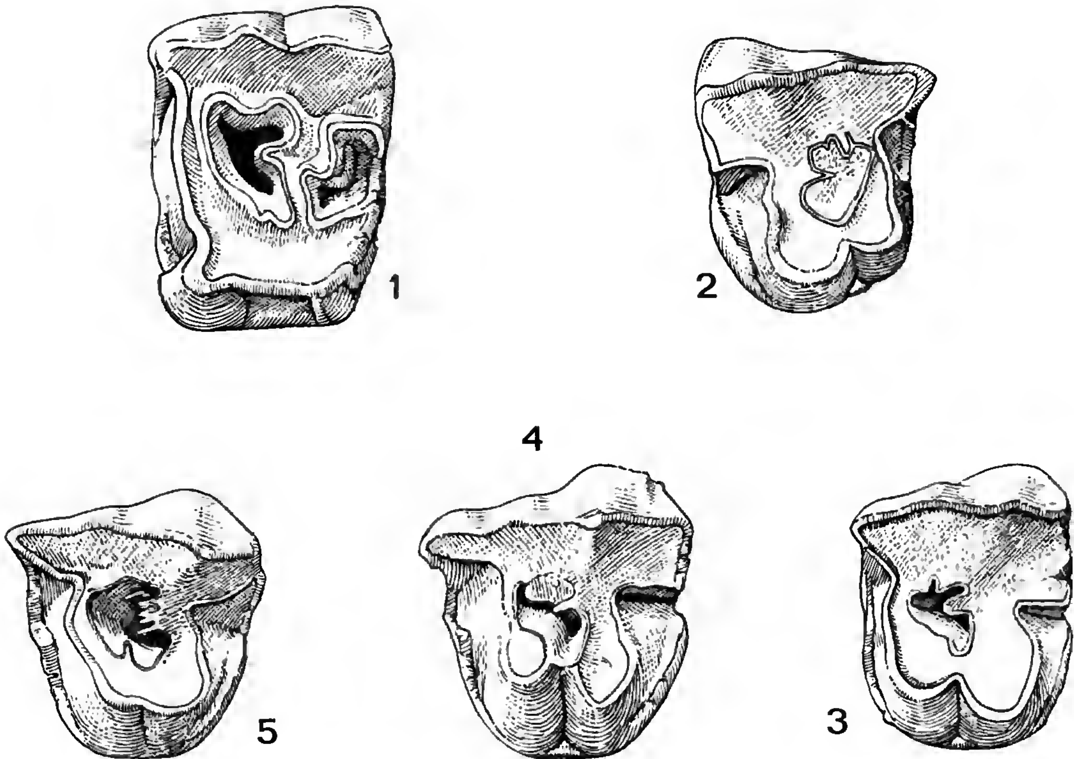


FIG. 1. — *Hispanotherium matritensis* : $P^{3/4}$ gauche (coll. HUIN n° 3393), de Hommes.

FIG. 2-5. — *Gaindatherium rexmanuelli* : 2, P^2 droite (Muséum TAV 55), des Sables de Beaugency ; 3, P^2 gauche (Muséum TAV 170), de Tavers ; 4, P^2 gauche (coll. MAUBERT n° P 849), de Tavers ; 5, P^2 gauche (Muséum TAV 168), de Tavers.

(Toutes les figures sont en vue occlusale et à l'échelle 1/1.)

Famille RHINOCEROTIDAE Gray, 1821

Sous-famille RHINOCEROTINAE Dollo, 1885

Tribu RHINOCEROTINI Dollo, 1885

Genre **GAINDATHERIUM** Colbert, 1934

Gaindatherium rexmanuelli Antunes et Ginsburg, 1983

MATÉRIEL : P^2 droite, des « sables de Beaugency », ancienne collection DE VIBRAYE. Coll. Muséum (TAV 55). L au collet × l maximale = 23,9 × 35,4 mm. — P^2 gauche, de la carrière des Pavés à Tavers (Loiret), don GAILLARD. Coll. Muséum (TAV 168). 25,4 × 35,0 mm. — P^2 gauche, de la carrière des Pavés à Tavers, don CHURIN. Muséum (TAV 170). 24,3 × 35,0 mm. — P^2 gauche, de la carrière des Pavés à Tavers. Coll. MAUBERT (P 849). 25,0 × 35,1 mm. — M^1 droite (P 528), 50,8 × 53,4 mm. — M^3 droite (P 898), 49,2 × 48,1 mm. — M^3 gauche (P 65), 50,5 × 45,5 mm. — M^3 gauche, de la carrière des Pavés à Tavers, (P 439), 47,1 × 44,5 mm.

Par la forme et par la taille, ces pièces correspondent parfaitement à leurs homologues de Lisbonne, particulièrement la P^2 de la pièce-type de l'espèce. Les caractéristiques de P^2 sont : protocône et hypocône bien développés et coalescents ; hypocône cependant un peu plus développé lingualement ; absence de cingulum lingual. Crista et crochet formés de plis multiples, cément important dans la fosse centrale ; muraille labiale relativement plane, avec piliers marqués mais étroits du paracône et du métacône ; parastyle très important, développé en forme de bec, en avant. Les vallées des molaires sont remplies de cément. M^1 montre un crochet formé de plusieurs digitations et les M^3 un crochet fin et allongé.

Tribu ELASMOTHERINI Gill, 1872

Genre **HISPANOTHERIUM** Villalta et Crusafont, 1947

Hispanotherium matritensis Lartet (*in* PRADO, 1864)

MATÉRIEL : $P^{3 \text{ ou } 4}$ gauche, de Gué de grès à Hommes (Indre-et-Loire). Coll. HUIN n° 3393. Environ 26 × 38,9 mm.

La pièce, très caractéristique, s'accorde parfaitement, tant par la morphologie que par la taille, aux pièces homologues du Portugal et particulièrement à la P^4 de la pièce de Quintanelas (ZBYSZEWSKI, 1952, pl. II). Il n'est cependant pas exclu qu'il s'agisse d'une P^3. La dent est subrectangulaire ; le protocône et l'hypocône sont très largement réunis par un pont épais ; une constriction individualise plus ou moins le protocône en tour d'angle ; une autre constriction, plus faible, est visible au niveau de l'hypocône. Le paracône et le métacône sont bien développés sur la muraille labiale qui est rectiligne ; du cément remplit les bords de la fosse centrale et de la fosse postérieure.

Discussion

L'âge relatif des sables de Beaugency-Tavers, par rapport aux gisements de Pontlevoy-Thenay, n'a jamais été clairement établi. Pour Stehlin (1925), les deux formations auraient été isochrones. Or, tandis que la faune de Beaugency-Tavers est beaucoup moins connue, car encore pauvrement représentée dans les collections, que celle de Pontlevoy, on note déjà huit pièces absolument caractéristiques de *Gaindatherium* à Beaugency-Tavers alors qu'il n'y en a aucune dans nos collections de Pontlevoy-Thenay ni d'ailleurs dans la faune des faluns de Touraine et d'Anjou. On peut donc penser qu'il y a une différence d'âge entre ces deux groupes de gisements.

Peut-on aller plus loin? A Baigneaux-en-Beauce, dans les sables plus anciens de l'Orléanais, se trouvent en abondance les restes d'un petit *Prosantorhinus*, de la taille de *Prosantorhinus germanicus*. A Beaugency et à Pontlevoy se trouve une espèce plus grande de ce même genre : *Prosantorhinus douvillei*. Or, à Tavers, l'un d'entre nous (F. Maubert) a récolté de très beaux spécimens de *Prosantorhinus* de la taille de celui de Baigneaux. Il est donc tentant de voir, dans le matériel de Beaugency-Tavers, non le mélange des deux espèces mais une forme intermédiaire, avec des pièces de grande taille (dont d'ailleurs la pièce-type de *P. douvillei*) et des pièces ne dépassant pas celles de la forme ancestrale de Baigneaux-en-Beauce. A Pontlevoy-Thenay, toutes les pièces sont de grande taille. Il semblerait donc que les sables de Beaugency-Tavers soient plus anciens que les gisements de Pontlevoy-Thenay.

La faune des faluns d'Anjou et celle de Pontlevoy-Thenay ne sont sans doute pas exactement contemporaines. Les couches qui ont livré, à l'Abbé Bourgeois en particulier, la faune dite de Pontlevoy, se trouvent à la base du falun et Stehlin note (*op. cit*) : « on voit s'intercaler, dans la partie inférieure du falun, des lits fluvio-marins qu'il semble difficile de séparer des sables fluviatiles de base ». Par ailleurs, l'examen des pièces mêmes de la collection Bourgeois semble bien montrer qu'elles ont été déposées dans des sédiments continentaux : 1) la patine, ocre, est bien différente de la couleur noire des pièces des faluns; 2) les faluns n'ont livré, à de rares exceptions près, que des dents isolées alors que la collection Bourgeois renferme de très nombreuses mandibules portant plusieurs, voire toutes les dents; 3) quelques pièces de Pontlevoy ont conservé un peu de sédiment dans des anfractuosités osseuses; c'est toujours des sables quartzeux ocre et non du falun, tel est le cas, par exemple, du fragment de mandibule portant encore deux dents de *Chalicotherium grande* (figuré par Mayet, 1908, pl. X, fig. 13). Par ailleurs, les coupes données par Mayet (*op. cit.*) se situent toujours au-dessous de la masse des faluns. La faune dite de Pontlevoy-Thenay provient donc bien (en majorité ou totalement) de couches continentales situées à la base du falun. La faune de Rongeurs décrite dans les faluns de la carrière du Signal ou du Mincé (Ginsburg et Sen, 1977; Sen et Makinsky, 1983), à Thenay, est plus récente. Elle est située à environ 10 m au-dessus du substratum aquitanien (calcaire de Beauce).

Par ailleurs, les faluns de l'Anjou au nord de la Loire, qui ont livré tant de restes de Mammifères fossiles de Pontigné à Savigné-sur-Lathan, contiennent quelques formes qui sont plus évoluées qu'à Pontlevoy : c'est le cas de restes d'*Hemicyon* qui sont plus évolués que l'*Hemicyon stehlini* de Pontlevoy et n'ont pas encore la taille de l'*Hemicyon sansaniensis* de Sansan. C'est le cas aussi de pièces de Pontigné attribuables à *Plithocyon armagnensis* et à *Amphicyon major*, formes évoluées présentes à Sansan et inconnues à Pontlevoy.

La P[4] d'*Hispanotherium* provient de Hommes, village situé un peu à l'ouest de Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). Le dépôt serait donc un peu plus récent que les couches inférieures, marines et fluvio-marines, de Pontlevoy. Le falun de Pontlevoy a été parallélisé avec le niveau Va du bassin de Lisbonne. Le bassin de Quintanelas, d'où provient la pièce qui ressemble le plus à celle de Hommes, est par ailleurs considéré comme sans doute un peu plus récent que les couches du Vb de Lisbonne, et donc est nettement plus récent que la Va typique de Lisbonne. Ces observations vont dans le même sens et suggèrent que la migration d'*Hispanotherium*, en France, s'est bien effectuée à l'époque falunienne et que la pièce retrouvée à Hommes n'est pas remaniée.

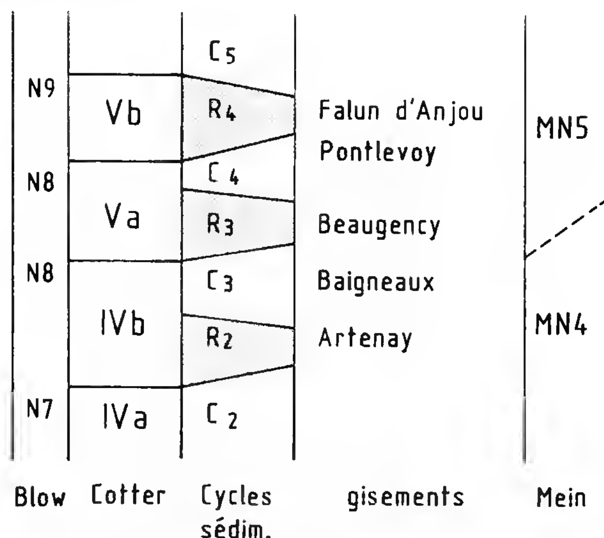


FIG. 6. — Essai de corrélations stratigraphiques. Pour le bassin de Lisbonne, indications des zones de Foraminifères planctoniques de BLOW (8, 9), des coupures stratigraphiques (IV, V) classiques de la série Lisbonnaise par BERKELEY-COTTER, et des avancées et reculs de la mer. C, cycles sédimentaires marins; R, maxima des régressions; MN, zones mammaliennes de MEIN (1975).

ÉQUIVALENCES STRATIGRAPHIQUES

L'épisode régressif R_3 qui se place face à la base de Va du bassin de Lisbonne a livré les migrants caractéristiques du niveau de Baigneaux-en-Beauce dans l'Orléanais : *Deinotherium*, *Prosantorhinus*, *Bunolistriodon* et *Dorcatherium*. Il a livré aussi *Mionictis dubia* qui est plus évolué que la forme ancestrale de Baigneaux, *Mionictis artenensis*. Les migrants caractéristiques du niveau supérieur, c'est-à-dire de la faune de Pontlevoy, n'y sont pas. Cet épisode R_3 correspond donc à un niveau intermédiaire. C'est dans ce niveau R_3 qu'apparaît, au Portugal, *Gaindatherium* et c'est là qu'il est le plus abondant. Or, dans le bassin de la Loire, les sables de Beaugency paraissent bien intermédiaires entre Pontlevoy et Baigneaux et ont livré les seuls restes de *Gaindatherium* trouvés en France. On a donc de bons arguments pour paralléliser l'épisode régressif R_3 du bassin de Lisbonne avec les sables de Beaugency-Tavers.

Hispanotherium apparaît plus haut, à la fois au Portugal et en France. Il ne dépasse pas, au Portugal, le niveau R_4 qui correspond à la première partie de la division Vb et le niveau de Quintanelas (qui doit aussi entrer en équivalence du Vb), tandis qu'en France, on ne l'a récolté que dans le falun nord-angevin. Le niveau R_4 correspond donc bien à la période falunienne, sans qu'on puisse préciser plus. L'exact niveau de la faune de Pontlevoy doit se trouver aux alentours de la limite entre le Va et le Vb.

Remerciements

Nous tenons à remercier ici ceux qui, par le prêt de matériel, le don de pièces au Muséum ou divers renseignements inédits, ont aidé à la réalisation de cet article : MM. J. J. Churin à Paris, L. et M. Gaillard à Tavers, J. Huin à Tours et notre collègue Cl. Guérin à Lyon. Les dessins sont dus à la plume de M. M. Gaillard de Paris.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Antunes, M. T., 1979. — « *Hispanotherium* fauna » in iberian middle Miocene; its importance and paleogeographical meaning. *Annls géol. Pays hell.*, h.s., **1** : 19-26.

Antunes, M. T., et L. Ginsburg, 1983. — Les Rhinocérotidés du Miocène de Lisbonne. Systématique, écologie, paléobiogéographie, valeur stratigraphique. *Ciencias da Terra*, Univ. nov. Lisboa, **7** : 17-98.

Antunes, M. T., L. Ginsburg, J. R. Torquato et M. de Lourdes Ubaldo, 1973. — Âge des couches à Mammifères de la basse vallée du Tage (Portugal) et de la Loire moyenne (France). *C. r. hebd. Séance. Acad. Sci., Paris*, **277**-D : 2313-2316.

Antunes, M. T., J. Viret et G. Zbyszewski, 1972. — Notes sur la Géologie et la Paléontologie du Miocène de Lisbonne. X. Une conférence de J. Viret sur l'*Hispanotherium* (Rhinocerotidae). Quelques données complémentaires, autochtonie et endémisme. *Bolm Mus. Lab. miner. geol. Fac. Cienc. Lisboa*, **13** (1) ; 5-23.

Blow, W. H., 1967. — Late Middle Eocene to Recent planktonic Foraminiferal Biostratigraphy. *Proc. 1st int. Conf. Plankt. Microfossile*, Genève, **1** : 199-422.

Colbert, E. H., 1934. — A new Rhinoceros from the Siwalik beds of India. *Am. Mus. Novit.*, New York, n° 749 : 1-13.

Cotter, J. C. Berkeley, 1903-1904. — Esquisse géologique du Miocène marin portugais in Dollfuss, G. F. Cotter, J. C. B. et Gones J. P. Mollusques tertiaires du Portugal. *Mem. Comunções Servs geol. Port.*, Lisboa, 48 p.

Crusafont, M., et J. F. Villalta, 1947. — Sobre un interessante Rhinoceronte (*Hispanotherium* nov. gen.) del Mioceno del Valle del Manzanares. *La Ciencias*, Madrid, **12** (4) : 869-883.

Crusafont, M., J. F. Villalta et J. Truyols, 1955. — El Burdigaliense continental de la Cuenca del Vallès Penedes. *Mem. Com. Inst. geol. Diput. Prov. Barcelona*, **12** : 1-272.

Ginsburg, L., et M. T. Antunes, 1979. — Les Rhinocérotidés du Miocène inférieur et moyen de Lisbonne (Portugal). Succession stratigraphique et incidences paléogéographiques. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **288-D** : 493-495.

Ginsburg, L., et S. Sen, 1977. — Une faune à micromammifères dans le falun miocène de Thenay (Loir-et-Cher). *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 7e sér., **19** (5) : 1159-1166.

Guérin, C., 1980. — Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. *Docum. Sci. Terre*, Univ. Claude Bernard, Lyon, **79** (3 fasc.) : 1-1185.

HEISSIG, K., 1972. — Paläontologische und geologische Untersuchungen in Tertiär von Pakistan. 5 — Rhinocerotidae (Mammalia) aus den unteren und mittleren Siwalik-Schichten. *Bayer. Acad. Wissensch. Math. Naturl. Kl.*, München, N.F., **152** : 1-112.

— 1974. — Neue Elasmotherini (Rhinocerotidae, Mammalia) aus dem Obermiozän Anatoliens. *Mitt. Bayer. Staatssaml. Palaont. Hist. Geol.*, München, **14** : 21-35.

MAYET, L., 1908. — Étude des Mammifères miocènes des Sables de l'Orléanais et des faluns de la Touraine. *Annls Univ. Lyon*, **24** : 1-336.

MEIN, P., 1975. — Résultats du groupe de travail des Vertébrés IVGS. Regional committee on mediterranean Neogene Stratigraphy. Bratislava, p. 78-81.

PORTIS, A., 1899. — Une nuova speci di Rhinoceronti fossile in Italia? *Boll. Soc. geol. ital.*, Roma, **18** (2) : 116-131.

PRADO, C. DE, 1864. — Descripcion fisica y geologica de la Provincia de Madrid. Imp. Nac. edit., Madrid, **16** : 219 p.

REN-JIE, Z., 1978. — A primitive Elasmothere from the Miocene of Lintung, Shensi. Chinese Acad. Geol. Sci., Pekin, *Prof. Pap. Stratigr. Palaeont.*, n° 7 : 122-126.

SEN, S., et M. MAKINSKY, 1983. — Nouvelles découvertes de Micromammifères dans les faluns miocènes de Thenay (Loir-et-Cher). *Geobios*, Lyon, **16** (4) : 461-469.

STEHLIN, G., 1925. — Catalogue des ossements de Mammifères tertiaires de la Collection Bourgeois à Pontlevoy (Loir-et-Cher). *Bull. Soc. Hist. nat. Loir-et-Cher*, Blois, **18** : 77-277.

ZBYSZEWSKI, G., 1952. — Les Mammifères miocènes de Quintanelas (Sabago). *Comunições Servs Port.*, Lisboa, **33** : 1-22.

PLANCHE 1

Hispanotherium matritensis

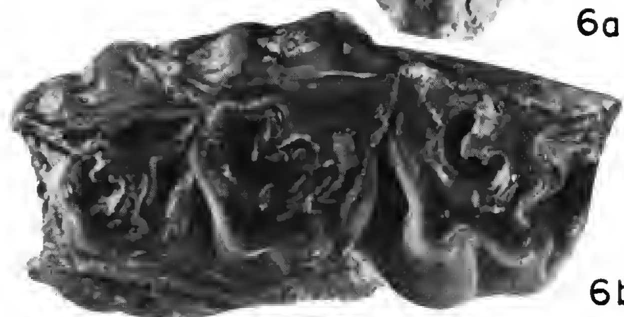
1 — $P^{3/4}$ gauche (coll. HUIN n° 3393) de Hommes (Indre-et-Loire).
6 — Maxillaire gauche avec P^2-P^4 de Casal das Chitas, à Charneca de Lumiar (bassin de Lisbonne, Portugal), niveau Vb ; a, face labiale ; c, vue mésio-linguale.

Gaindatherium rexmanuelli

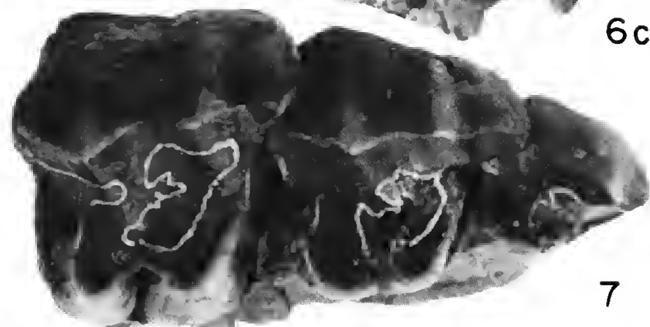
2 — P^2 droite (Muséum, TAV 55) des Sables de Beaugency.
3 — P^2 gauche (TAV 170) de Tavers.
4 — P^2 gauche (coll. MAUBERT n° P 849) de Tavers.
5 — P^2 gauche (TAV 168) de Tavers.
7 — Maxillaire droit avec P^1-P^3 de Quinta das Pedreiras, à Lumiar (bassin de Lisbonne, Portugal) ; niveau Va2. Holotype.

Sauf indication contraire, toutes les figures de cette planche sont en vue occlusale et à l'échelle 1/1.

















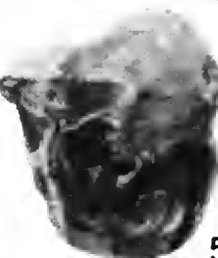


PLANCHE I

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **9**, 1987,
section C, n° 3 : 313-326.

Précisions sur le genre *Paramiacis* Mathis (Carnivora, Miacidae)

par Christian MATHIS

Résumé. — Les formes A et B distinguées par TEILHARD DE CHARDIN au sein de l'espèce *Paramiacis exilis* (Filhol, 1876) se révèlent être des espèces distinctes; la forme A de grande taille est nommée *Paramiacis teilhardi* n. sp. La variabilité de la dentition de ces animaux est étudiée. Le genre *Paramiacis* est représenté au Geiseltal, à Egerkingen, Grisolles, Euzet et Perrière.

Abstract. — The A and B forms distinguished by TEILHARD DE CHARDIN within the *Paramiacis exilis* (Filhol, 1876) species turn out to be separate species; the larger form is denominated *Paramiacis teilhardi* n. sp. The variability of the teeth of these animals is studied. The *Paramiacis* genus is present in Geiseltal, Egerkingen, Grisolles, Euzet and Perrière.

C. MATHIS, *9, parc de la Paule, Echenoz la Méline, 70000 Vesoul.*

INTRODUCTION

Le genre *Paramiacis* Mathis, créé pour séparer des *Miacis* américains les spécimens européens jusqu'alors consignés dans le même genre, comportait avant la présente note la seule espèce *P. exilis* (Filhol) au sein de laquelle étaient distinguées deux formes A et B interprétées dubitativement comme la manifestation d'un dimorphisme sexuel (MATHIS, 1985). L'état actuel des collections d'amateurs citées dans ce dernier travail, auxquelles s'ajoutent les spécimens provenant de Grisolles (coll. P. LOUIS), permet de dresser le tableau des pourcentages respectifs des formes A et B dans les divers gisements (tabl. I).

Les proportions très différentes d'un gisement à l'autre et même l'absence jusqu'à présent totale de l'une des formes au Bretou [1] excluent l'hypothèse du dimorphisme sexuel. En outre, les deux formes montrent des spécialisations adaptatives différentes : la dentition de la petite forme est plutôt aiguë, celle de la grande forme davantage broyeuse avec des molaires supérieures plus étalées dans leur partie interne et des dents inférieures aux reliefs plus émoussés. Cette diversité qui exprime probablement des nuances dans le régime alimentaire carné et traduit peut-être l'occupation de niches écologiques différentes impose une séparation spécifique.

1. La grande forme avait été implicitement signalée au Bretou (MATHIS, 1985 : 317) à partir d'une prémolaire insuffisamment caractéristique. En l'absence de spécimens plus convaincants, il est préférable de considérer que seule la petite forme est représentée dans ce gisement.

TABLEAU I. — Distribution du genre *Paramiacis* et fréquence relative des formes A et B dans les différents gisements (n = nombre de spécimens).

GISEMENTS	FORME A *P. teilhardi* n	%	FORME B *P. exilis* n	%	TOTAL
Gosgen	1		0		1
Perrière	0		1		1
Lavergne	7	12 %	50	88 %	57
Euzet	0		1		1
La Bouffie	13	23 %	43	77 %	56
Grisolles	5	63 %	3	37 %	8
Le Bretou	0	0 %	13	100 %	13
Robiac	12	70 %	5	30 %	17
Egerkingen	0		3		3
Geiseltal	1 (cf)		0		1

Les gisements sont groupés par niveaux-repère du plus ancien en bas au plus récent en haut. Le gisement de Lavergne est ici classiquement rapporté au niveau-repère de Perrière (CROCHET *et al.*, 1981); cependant la découverte récente des genres *Catodontherium* et *Simaphicyon* (coll. LAMAUD et MATHIS) indique un âge plus ancien (niveau-repère de Robiac).

SYSTÉMATIQUE

Ordre CARNIVORA

Famille MIACIDAE Cope, 1880

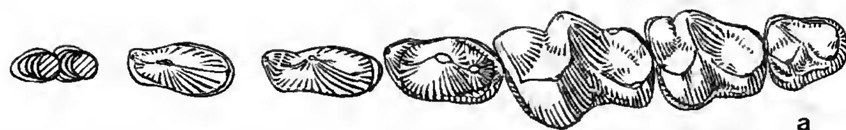
Genre **PARAMIACIS** Mathis, 1985

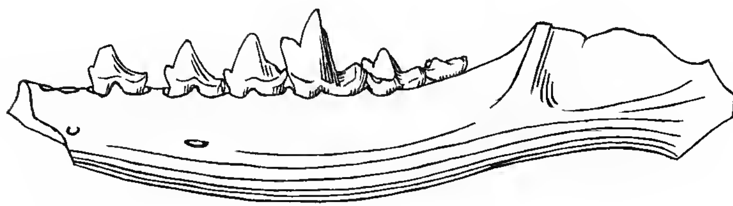
Paramiacis exilis (Filhol, 1876)

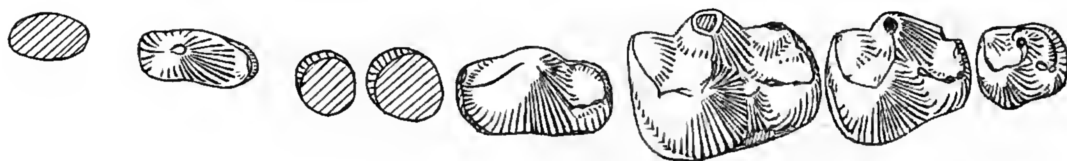
SYNONYMIE

Cynodictis exilis Filhol, 1876 : 139, fig. 97-101.
Cynodon exilis Filhol; GAUDRY, 1878 : 215, fig. 283.
? *Miacis exilis* (Filhol); SCHLOSSER, 1887 : 56.
Miacis exilis (Filhol) forme B; TEILHARD DE CHARDIN, 1915 : 112-113, fig. 2 B, C; pl. 1, fig. 1, 2.
Miacis exilis (Filhol); GUTH, 1964 pars : 359-365, fig. 1; pl. XV et XVI (photos du haut, au centre et à droite; radiographie du bas).
Paramiacis exilis (Filhol) forme B; MATHIS, 1985 : 314-324, fig. 8, 9, 10, 15, 18, 19.

DIAGNOSE : *Paramiacis* de petite taille (longueur M_1 environ 4 mm; longueur P_1-M_3 environ 20 mm; longueur P_4-M_2 environ 9,5 mm). Prémolaires et molaires inférieures aux







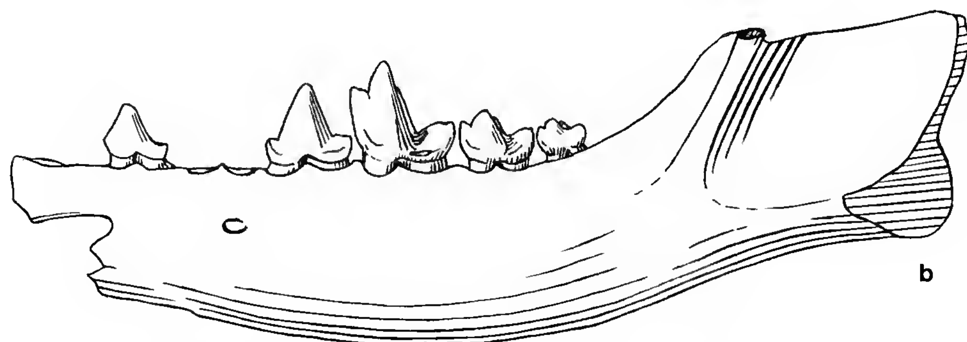


FIG. 1. — *Paramiacis exilis* (Filhol, 1876); Quercy, Qu 8752, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris : mandibule gauche montrant les alvéoles de P_1 et la série P_2-M_3. Lectotype. a, vue occlusale; b, vue externe. (Échelle = 1 mm.)

FIG. 2. — *Paramiacis teilhardi* n. sp.; Quercy, Musée d'Histoire naturelle de Montauban : mandibule gauche montrant les alvéoles de P_1 et P_3, P_2 et la série P_4-M_3. Type. a, vue occlusale; b, vue externe. (Échelle = 1 mm.)

reliefs aigus, à cingulum bien développé; parastylide formant éperon sur les prémolaires. P^4 presque toujours sans parastyle et présentant un prolongement antéro-interne variable pouvant être très important. Molaires supérieures à cingulum interne bien développé mais moins étalé et moins relevé, moins arrondi que chez *Paramiacis teilhardi*; sur M^1, ce cingulum s'étend plus ou moins lingualement; net ectoflexus sur cette dent, présence fréquente d'un petit hypocône; M^2 présentant une forte variabilité portant essentiellement sur l'allongement transversal; M^3 modérément réduite, très semblable à la taille près à M^2; conules nets sur toutes les molaires supérieures.

TYPE : Il n'est pas possible d'affirmer en toute rigueur que la mandibule gauche portant la série P_2-M_3, conservée au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris sous la référence Qu 8752 (fig. 1), soit le type de FILHOL : cet auteur, en effet, figure une mandibule droite; même en admettant une inversion des dessins, la qualité de ceux-ci ne permet pas de se faire une opinion définitive. En tout cas, la pièce figurée par TEILHARD DE CHARDIN (1915, fig. 2 B) est bien le spécimen Qu 8752 que cet auteur interprète sans réserve comme le type de FILHOL. Pour lever toute ambiguïté, cette mandibule sera désignée comme lectotype.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : Voir tableau I.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE : Niveaux-repère d'Egerkingen à Perrière (Bartonien inférieur — Ludien inférieur).

Paramiacis teilhardi n. sp.

SYNONYMIE

Miacis exilis (Filhol) forme A; TEILHARD DE CHARDIN, 1915 : 112-113, fig. 2 A; pl. I, fig. 5.
Miacis exilis (Filhol); GUTH, 1964 pars : 359-365, pl. XVI (photo en haut à gauche, radiographie du haut). *Eutheria* incertae sedis; VAN VALEN, 1965 : 657, fig. 6 D-E (cf).
Paramiacis exilis (Filhol) forme A; MATHIS, 1985 : 324-324, fig. 7, 11, 12, 13, 14, 16, 17.

DIAGNOSE : *Paramiacis* de grande taille (longueur M_1 environ 5 mm; longueur P_1-M_3 environ 25 mm: longueur P_4-M_2 environ 12 mm). Molaires inférieures plutôt tranchantes et broyeuses, M_2 et M_3 aux reliefs moins accusés, plus émoussés que dans l'espèce précédente, cingulum généralement moins net sur les dents inférieures et parastylide moins marqué, voire absent sur les prémolaires; métaconide incliné, élargi à la base et pouvant empiéter postérieurement sur le talonide dont il réduit alors le bassin, particulièrement sur M_2; talonide de M_3 très réduit. P^4 à parastyle rudimentaire ou nul: partie interne des molaires supérieures arrondie, formée par un cingulum lingual très développé, étalé, relevé, portant sur sa crête, au moins sur M^1, une série de petits denticules mais pas d'hypocône véritable; ectoflexus peu marqué sur M^1; M^3 modérément réduite, allongée transversalement; conules présents sur M^1 où le métaconule est doublé d'un tubercule accessoire; conules de M^3 beaucoup moins nets que chez *P. exilis*.

TYPE : Mandibule gauche portant P_2, P_4 et les trois molaires, conservée au Muséum d'Histoire naturelle de Montauban (fig. 2). Cette mandibule est celle figurée par TEILHARD DE CHARDIN (1915, fig. 2 A).

LOCALITÉ-TYPE : Phosphorites du Quercy.

DERIVATIO NOMINIS : En hommage à TEILHARD DE CHARDIN qui, le premier, a distingué deux formes au sein de l'espèce *exilis*.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : Voir tableau I.

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE : Niveau du Geiseltal ?; niveaux-repère de Robiac à Perrière (Marinésien — Ludien inférieur).

QUELQUES PRÉCISIONS SUR LE GENRE

De nouveaux spécimens recueillis sur différents gisements du Quercy permettent de préciser quelques points de la dentition de ces animaux.

Un des traits ayant permis de distinguer *Paramiacis* du genre américain *Miacis* est la moindre réduction de M^3 chez le genre européen. Mise en évidence sur un unique échantillon de *P. teilhardi* provenant de Robiac, cette particularité est confirmée par la découverte dans le Quercy de nouveaux exemplaires ; en particulier, la M^3 de la petite espèce, inconnue jusqu'ici, est maintenant représentée par plusieurs spécimens du Bretou, de Lavergne et de La Bouffie. De forme générale assez différente, elle est moins allongée transversalement que la M^3 de *P. teilhardi*, et ressemble beaucoup, bien que plus petite, à la M^2 de l'espèce. Les conules sont présents ; le cingulum interne, ainsi qu'on pouvait s'y attendre, est nettement moins important que sur la M^3 de la grande espèce. Mais, pas plus que chez cette dernière, la réduction relative de taille n'atteint le degré caractérisant les espèces américaines dès l'Éocène moyen (fig. 3).

La molaire lactéale supérieure (D^4) de *P. exilis* diffère de la première molaire définitive par l'absence de cingulum interne. Le paracône, bien que brisé, semble avoir été particulièrement volumineux. Le métacône, nettement plus petit, est prolongé par une crête rejoignant la région postéro-externe étirée vers l'arrière. Un large méplat sépare ces deux derniers sommets du bord labial. Le paraconule est usé mais semble avoir été développé ; le métaconule est net. La partie antéro-externe est moins projetée vers l'avant que sur M^1 (fig. 4).

La P^3 de la grande espèce est triradiculée ; son sommet principal est haut et tranchant ; un tubercule accessoire est à peine suggéré par une rupture de pente sur la crête postérieure. Le cingulum est continu mais surtout développé en avant et en arrière où il porte de petits parastyle et métastyle. En retrait de sa pointe principale, la dent s'élargit sur sa face linguale où l'on note la présence d'un petit protocône (fig. 5).

La P^3 de *Paramiacis exilis* est assez semblable à la dent précédente mais est plus petite, relativement plus courte, et moins effilée vers l'avant ; le lobe du protocône y est moins développé mais le cingulum est en revanche mieux marqué ; la crête antérieure oblique nettement vers la partie interne de la dent (fig. 6).

Les parties distales de quatre petits humérus récoltées à Lavergne peuvent être attribuées avec une bonne probabilité à l'espèce *Paramiacis exilis*, relativement fréquente dans le gisement; elles sont en effet morphologiquement très proches des spécimens décrits et figurés par MATTHEW (1909 : 363, 368, 386; fig. 20 et 26) de divers Miacidae (*Miacis*, *Oödectes*, *Vulpavus*) présentant en particulier une extrémité élargie, un important entépicondyle et un foramen entépicondylien. La fosse olécrânienne est remarquablement peu profonde, beaucoup moins par exemple que chez un Carnivore un peu plus récent tel *Cynodictis*, ainsi que j'ai pu le constater par comparaison avec plusieurs échantillons rapportés à cette espèce et provenant de Sainte-Néboule (Quercy). On peut noter enfin en vue distale, un début de séparation entre condyle et trochlée. Le seul critère de taille semble suffisant pour éliminer le rapprochement avec d'autres animaux montrant un humérus comparable : les rongeurs, les marsupiaux et les insectivores sont trop petits, au moins à Lavergne; le même argument mais dans l'autre sens, interdit l'attribution de nos spécimens à *Quercygale*, Viverravidé bien représenté dans le gisement (fig. 7, a, b, c).

Un autre fragment de plus grande taille mais morphologiquement très proche, recueilli à Robiac, paraît devoir être attribué à *Paramiacis teilhardi* (fig. 8).

A la liste des gisements ayant livré le genre *Paramiacis*, il convient donc d'ajouter Grisolles, Euzet [1] et Perrière, mais aussi Egerkingen et le Geiseltal (Éocène moyen); il apparaît en effet fort probable que la dent isolée provenant de ce dernier gisement, et décrite par VAN VALEN sous la rubrique *Eutheria* incertae sedis (1965 : 657, fig. 6 D-E), soit une M_1 devant être rapportée à ce genre. Les dimensions fournies (4,2 × 2,7 mm) sont intermédiaires entre les deux espèces; cependant, le métaconide particulièrement incliné vers l'arrière et réduisant le bassin du talonide incite à rapprocher ce spécimen de *P. teilhardi*.

Il existe au Musée d'Histoire naturelle de Bâle une boîte portant la mention « Egerkingen γ » et contenant un fragment de mandibule édentée, une M_1 au talonide légèrement abîmé, ainsi qu'un trigonide de M_1 ; ces éléments sont tout à fait semblables en taille et morphologie aux spécimens du Quercy et doivent être rapportés à l'espèce *exilis*.

En revanche, le fragment de mandibule provenant du canal de Gösgen, et décrit par DE BEAUMONT sous le nom de *Miacis exilis* (1966 : 278, fig. 2), présente un certain nombre de particularités qui rendent difficile son assimilation à l'une ou à l'autre des espèces du genre *Paramiacis* : le trigonide de M_2 est court, le talonide particulièrement développé ne présente pas l'aspect communément rencontré dans le genre; l'entoconide est usé de manière inhabituelle. DE BEAUMONT note encore sur la face externe du protoconide « une arête nette descendant en tournant depuis le sommet vers l'arrière »; je n'ai observé ce caractère sur aucun des spécimens des autres gisements. Si l'assimilation de cette mandibule au genre *Paramiacis* n'est pas exclue, un complément de matériel s'avère indispensable pour préciser ses affinités. Je n'ai d'ailleurs pu retrouver cette pièce dans les collections de Bâle, pas plus que d'autres échantillons pouvant en être rapprochés; cependant une M_1 provenant de Gösgen Pumpstation, bien qu'étiquetée *Cynohyaenodon minor* et accompagnée de deux Proviverrinés vrais, doit être rapportée à *Paramiacis teilhardi* (référence GP 37).

1. L'espèce *exilis* est représentée par une M^1 assez usée, conservée dans les collections du Musée d'Histoire naturelle de Bâle sous la référence St H 1977.

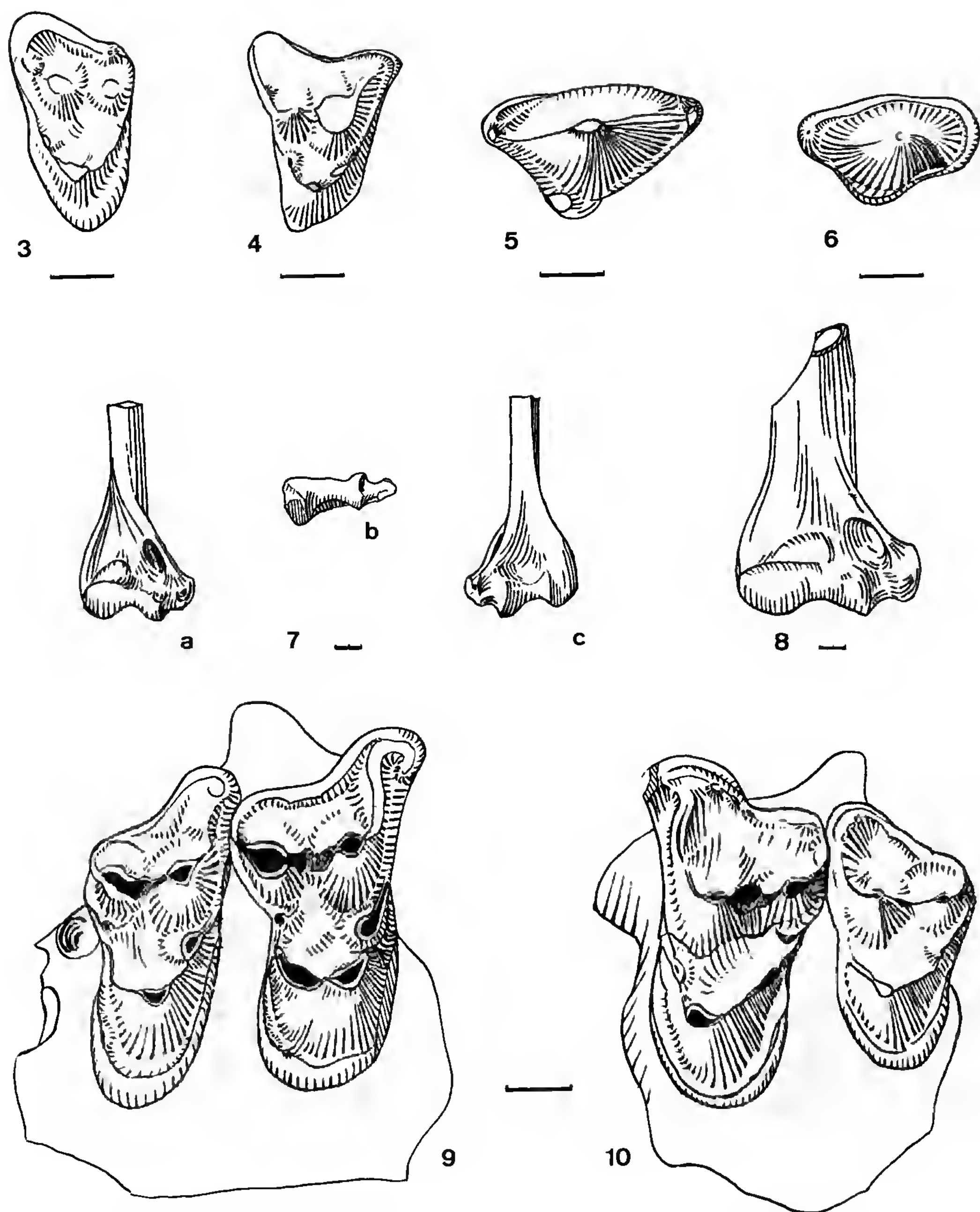


FIG. 3 et 4. — *Paramiacis exilis* (Filhol, 1876) ; 3, La Bouffie, coll. CARENCO : M^3 gauche, vue occlusale ; 4, La Bouffie, LBF 875 coll. MATHIS, D^4 droite, vue occlusale.

FIG. 5. — *Paramiacis teilhardi* n. sp. ; La Bouffie, LBF 2244 coll. MATHIS, P^3 droite, vue occlusale.

FIG. 6 et 7. — *Paramiacis exilis* (Filhol, 1876) : 6, Lavergne, LVG 423 coll. MATHIS, P^3 droite, vue occlusale ; 7, Lavergne LVG 1002 coll. MATHIS ; extrémité distale d'humérus ; a, vue antérieure ; b, vue distale ; c, vue postérieure.

FIG. 8. — *Paramiacis teilhardi* n. sp., Robiac, RBN 403 coll. MATHIS, extrémité distale d'humérus, vue antérieure.

FIG. 9 et 10. — *Paramiacis exilis* (Filhol, 1876) : 9, Lavergne, LVG 8 coll. MATHIS, fragment de maxillaire droit portant M^1 et M^2, vue occlusale ; 10, Lavergne, LAV 527 coll. VIDALENC, fragment de maxillaire gauche portant M^1 et M^2, vue occlusale.

(Échelle = 1 mm, sauf fig. 7 et 8 = 2 mm.)

VARIABILITÉ

Je terminerai par une rapide étude de la variabilité dans chacune des deux espèces du genre *Paramiacis*.

Chez *P. exilis*, elle porte sur :

— la hauteur et l'épaisseur de la mandibule [1] ;
— l'importance du tubercule accessoire de P_4 et P_3 ;
— la longueur du lobe du protocône sur P^4 ;
— la dimension transversale de M^1 (due surtout à l'extension linguale variable du cingulum interne, par ailleurs plus ou moins étroit), la puissance de l'ectoflexus et le développement de l'hypocône sur cette dent.

En outre :

— une forte variabilité affecte la M^2, plus ou moins allongée transversalement et qui présente de ce fait une forme plus ou moins ramassée, rendant parfois délicate la distinction entre M^2 et M^3 (fig. 9 et 10) ;
— la partie postéro-externe de M_2 et surtout de M_1 est plus ou moins tronquée en vue occlusale ; de plus, l'orientation variable de la *crista obliqua* donne au talonide une allure de « boucle » plus ou moins fermée et étroite ; ajoutons que l'unique spécimen récolté à Perrière (M_1) présente un talonide particulièrement étroit (coll. VIDALENC) ;
— la M_3 est très variable, mono- ou biradiculée, très réduite et arrondie, à relief peu accusé ou au contraire plus « normale » et semblable à M_2.

Chez *P. teilhardi*, représenté par beaucoup moins de spécimens, la variabilité est plus difficile à apprécier :

— P^4 peut présenter ou non un petit parastyle ;
— les sommets du trigonide et du talonide de M_2 sont plus ou moins nettement individualisés. Le talonide est plus ou moins saillant extérieurement, en relation avec l'orientation de la *crista obliqua*. Le métaconide empiète généralement sur le bassin du talonide mais ce caractère est variable, moins marqué par exemple à Grisolles où les spécimens se distinguent par ailleurs des autres populations par une réduction prononcée du paraconide (parfois en position plus linguale, il est doublé d'un tubercule externe accessoire comme sur la dent GRI 500 — coll. LOUIS) et une ridulation du bassin du talonide ; une M_2 récoltée à Lavergne présente elle aussi un métaconide moins incliné et donc un bassin du talonide relativement vaste ; de plus, le métaconide de ce spécimen est dédoublé (LVG 409 — coll. MATHIS).

Aucune de ces variations ne paraît traduire un phénomène d'évolution. Il est cependant possible qu'une augmentation de taille affecte au moins la lignée *exilis* au cours du temps mais il s'agit là d'une impression qui n'a pu être objectivement mise en évidence. Les fortes

1. Ce caractère pourrait traduire un dimorphisme sexuel comme dans l'espèce de l'Éocène américain *Uintacyon rudis* (GINGERICH, 1983 : 201).

dimensions transversales relevées sur certaines M[1] de Lavergne (l'une d'elles atteint 6,2 mm, presque la taille mesurée à Robiac sur les M[1] de *Paramiacis teilhardi* — voir tableaux II et IV) sont essentiellement dues à une extension linguale du cingulum interne mais ne traduisent pas de manière significative un accroissement de taille que ne confirment pas nettement d'autres mesures (longueur P_4-M_2 par exemple). Ce caractère, conférant à la dent un contour nettement triangulaire en vue occlusale, est très fréquent et parfois très prononcé à Lavergne; il est assez marqué sur l'unique M[1] de Robiac mais nettement moins à La Bouffie (8 spécimens) où le cingulum garde un contour arrondi; il traduit peut-être une nuance dans le régime alimentaire due aux conditions locales et paraît corrélé à l'importance de l'hypocône.

TABLEAU II. — Dimensions des dents supérieures de *Paramiacis exilis*.

DENTS	GISEMENTS		n	DOMAINE DE VARIATION	x̄	S	V
P[3]	Lavergne	L	1	2,8			
		l	1	1,6			
P[4]	Le Bretou	L	1	3,7			
		l	1	2,9			
	La Bouffie	L	2	4,1-4,2	4,15		
		l	1	3,7			
	Lavergne	L	5	4,2-4,6	4,32	0,16	3,8
		l	3	3,2-3,3	3,26	0,05	1,8
M[1]	Robiac	L	1	2,7			
		l	1	4,9			
	Le Bretou	L	1	3,0			
		l	1	4,7			
	La Bouffie	L	6	2,8-3,1	2,98	0,13	4,5
		l	5	4,5-4,8	4,68	0,11	2,3
	Lavergne	L	8	2,7-3,4	3,04	0,23	7,7
		l	8	4,6-6,2	5,25	0,47	9,0
M[2]	Le Bretou	L	1	2,2			
		l	1	4,4			
	Lavergne	L	5	2,1-2,3	2,22	0,08	3,8
		l	6	4,0-4,5	4,2	0,27	5,6
M[3]	Le Bretou	L	1	2,3 (?)			
		l	1	3,7			
	La Bouffie	L	2	2,0-2,3	2,15		
		l	2	3,4-3,5	3,45		
D[4]	La Bouffie	L	1	2,5			
		l	1	3,1			
	Lavergne	L	2	2,4-2,8	2,6		
		l	2	3,4	3,4		

Dans les tableaux II à V, les mesures exprimées en millimètres sont prises selon les indications de GINGERICH (1983, fig. 1); il faut cependant noter que l'orientation des M[1] isolées en particulier n'est pas toujours aisée et que la plupart des dents mesurées étant isolées, il n'a pas été tenu compte, contrairement à cet auteur, d'éventuels chevauchements.

n = nombre de spécimens; x̄ = moyenne; S = écart-type; V = coefficient de variation.

TABLEAU III. — Dimensions des dents inférieures de *Paramiacis exilis*.

DENTS	GISEMENTS		n	DOMAINE DE VARIATION	x̄	S	V
P_2	Robiac	L	1	2,7			
		l	1	0,9			
	Lavergne	L	5	2,5-2,7	2,6	0,07	0,7
		l	5	1,1-1,3	1,2	0,07	5,9
P_3	La Bouffie	L	4	3,0-3,1	3,07	0,05	1,6
		l	4	1,4	1,4	0	0
	Lavergne	L	3	2,8-2,9	2,86	0,06	2,0
		l	3	1,3	1,3	0	0
P_4	Grisolles	L	1	3,4			
		l	1	1,5			
	La Bouffie	L	5	3,2-3,5	3,38	0,16	4,9
		l	5	1,5-1,8	1,62	0,11	6,8
	Lavergne	L	5	3,2-3,5	3,3	0,12	3,7
		l	5	1,5-1,7	1,62	0,09	5,1
M_1	Le Bretou	L	1	3,9			
		l	1	2,8			
	La Bouffie	L	8	3,5-3,9	3,74	0,13	3,5
		l	8	2,3-2,6	2,45	0,12	4,9
	Lavergne	L	6	3,7-4,2	3,95	0,22	5,5
		l	6	2,6-2,9	2,7	0,13	4,7
	Perrière	L	1	4,2			
		l	1	2,7			
M_2	Robiac	L	1	2,5			
		l	1	2,1			
	Le Bretou	L	4	2,5-2,8	2,7	0,14	5,2
		l	4	1,9-2,1	2,0	0.08	4,1
	La Bouffie	L	4	2,4-2,9	2,6	0,22	8,3
		l	4	1,8-2,2	1,95	0,17	8,9
	Lavergne	L	5	2,6-2,8	2,72	0,08	3,1
		l	5	2,0-2,2	2,1	0,07	3,4
M_3	Le Bretou	L	1	1,5			
		l	1	1,5			
	La Bouffie	L	1	2,3			
		l	1	1,5			

TABLEAU IV. — Dimensions des dents de *Paramiacis teilhardi* n. sp.

DENTS	GISEMENTS		n	DOMAINE DE VARIATION	x̄	S	V
Dents supérieures							
P^3	La Bouffie	L	1	3,7			
		l	1	2,1			
P^4	Robiac	L	1	5,2			
		l	0	—			
	La Bouffie	L	1	5,5			
		l	1	2,9			
	Lavergne	L	1	4,9			
		l	0	—			
M^1	Robiac	L	3	4,0-4,2	4,1	0,1	2,4
		l	3	6,0-6,3	6,2	0,17	2,8
	La Bouffie	L	1	4,1			
		l	1	6,5			
M^3	Robiac	L	1	1,6			
		l	1	4,0			
	La Bouffie	L	1	1,9			
		l	1	4,0			
Dents inférieures							
M_1	La Bouffie	L	3	4,8-5,1	4,9	0,17	3,5
		l	3	2,9-3,3	3,13	0,2	6,6
	Lavergne	L	3	4,8-5,0	4,9	0,1	2,0
		l	3	3,0-3,2	3,1	0,1	3,2
M_2	Robiac	L	1	3,3			
		l	1	2,4			
	Grisolles	L	3	3,3-3,5	3,4	0,1	2,9
		l	3	2,7-2,8	2,73	0,06	2,1
	La Bouffie	L	2	3,6	3,6		
		l	2	2,6-2,7	2,65		
	Lavergne	L	1	3,3			
		l	1	2,1			
M_3	La Bouffie	L	1	2,4			
		l	1	1,9			

TABLEAU V. — Dimensions des dents relevées sur les spécimens non datés des anciennes collections du Quercy (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, et Musée de Montauban).

Paramiacis exilis								
Crâne Qu 9486		P^1	P^2	P^3	P^4	M^1	M^2	M^3
Gauche	L		2,8	3,4	4,4			
	l		1,7	2,3	3,7			
Droite	L	1,8	2,9				2,4	
	l	1,2	1,7				3,9	
		P_1	P_2	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3
Mandibule	L			3,5	3,9	4,1	3,1	
du crâne	l			1,8	2,2	2,8	—	
Type	L		2,6	2,8	3,0	3,7	2,8	1,9
Qu 8752	l		1,1	1,2	1,4	2,4	2,2	1,7
Qu 9483	L		2,9	3,3	3,5		2,7	1,7
	l		1,4	1,6	1,8		2,1	1,6
Qu 9488	L			3,3	3,4	4,3	2,9	
	l			1,7	1,8	3,0	2,1	
Qu 9490	L		2,7	3,2	3,4	4,0	2,5	1,2
	l		1,4	1,7	2,0	2,7	2,1	1,3
Paramiacis teilhardi n. sp.								
		P_1	P_2	P_3	P_4	M_1	M_2	M_3
Type	L		2,5		3,7	4,7	3,3	2,1
Montauban	l		1,3		1,9	3,0	2,5	1,9
Qu 9491	L		2,9			4,7	3,3	
	l		1,4			2,8	2,3	

CONCLUSION

Plus de cent cinquante spécimens de ce genre, réputé rare et représenté il y a peu par seulement quelques mandibules et un crâne des anciennes collections du Quercy, ont fait l'objet de cette mise au point. C'est bien à deux espèces distinctes qu'il convient d'attribuer les restes recueillis.

La famille des Miacidae (maintenant regardée comme une famille distincte des Viverravidae : FLYNN et GALIANO, 1982; GINGERICH et WINKLER, 1985) pourrait avoir eu son origine en Europe où ses plus anciens représentants connus sont ceux du gisement sparnacien

de Dormaal en Belgique, rapportés au genre *Miacis* (TEILHARD DE CHARDIN, 1927; QUINET, 1968) [1]. Les autres mentions de la famille sont très rares en Europe avant l'Éocène supérieur : on peut citer une étude de RICH (1971) concernant les faunes de l'Éocène inférieur du Bassin Parisien dans laquelle sont signalés cf. *Uintacyon*, cf. *Miacis* et cf. Miacidae; SPRINGHORN décrit à Messel (Lutétien-Éocène moyen) *Paroodectes feisti* (1980) qu'il rapproche du genre américain *Oodectes* ainsi que *Miacis* ? *kessleri* (1982, 1985); malheureusement, cette dernière espèce n'est représentée que par de jeunes individus ne possédant que leur dentition lactéale, laquelle, mal dégagée, n'est connue qu'en vue latérale. Il est alors bien difficile de se prononcer au sujet de cette espèce qui paraît cependant se rapprocher de *Paramiacis exilis* par sa petite taille, l'aspect de D_4 et le profil très rectiligne du toit crânien (1985, fig. 5) rappelant nettement le crâne figuré par TEILHARD DE CHARDIN (1915, pl. I, fig. 1). Dans ce contexte, la dent provenant du gisement du Geiseltal (Éocène moyen), et citée dans ce travail, prend un intérêt particulier, établissant un lien entre les faunes de l'Éocène inférieur et les représentants du genre *Paramiacis* étudiés ici.

Remerciements

Je remercie vivement M. GINSBURG, du Muséum d'Histoire naturelle de Paris, qui a accueilli mes travaux avec bienveillance et n'a jamais hésité à me consacrer une partie de son temps, malgré la lourdeur de sa tâche. Le Dr HURZELER m'a permis l'accès aux collections du Naturhistorisches Museum de Bâle; qu'il trouve ici l'expression de ma gratitude pour la confiance qu'il m'a témoignée à cette occasion. Mme LADIER, conservateur du Musée d'Histoire naturelle de Montauban, a mis à ma disposition certains spécimens dont elle a la charge; je l'en remercie. Je ne saurais oublier M. PHARISAT de l'Institut des Sciences naturelles de Besançon pour l'aide matérielle qu'il a toujours accepté de m'apporter.

Je remercie enfin les amateurs qui ont accepté de me confier une grande partie des spécimens cités dans cette note : MM. CARENCO, LAMAUD, LOUIS, VIDALENC.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BEAUMONT, G. DE, 1966. — Les Miacinae (Carnivora, Miacidae) de l'Éocène de la Suisse. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, n° 322, 69, 6 : 273-285, 2 fig., 1 pl.

CROCHET, J. Y., *et al.*, 1981. — Les nouvelles faunes de vertébrés antérieures à la « Grande Coupure » découvertes dans les phosphorites du Quercy. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., 3, sect. C, (3) : 245-260, 2 tabl.

FILHOL, H., 1876. — Recherches sur les phosphorites du Quercy. Étude des fossiles qu'on y rencontre et spécialement des mammifères. *Annls Sci. Géol. Paris*, 8 (1) : 338 p., 28 pl.

FLYNN, J. J., et H. GALIANO, 1982. — Phylogeny of early Tertiary Carnivora, with a description of a new species of *Protictis* from the middle Eocene of northwestern Wyoming. *Am. Mus. Novit.*, 2725 : 1-64.

1. QUINET distingue deux groupes parmi les spécimens de Dormaal rapportés à la famille des Miacidae : *Miacis latouri* présente une M1 dont la couronne est quadrangulaire avec un cingulum relativement développé (on peut d'ailleurs en rapprocher le cf. *Miacis* de Mutigny décrit par RICH, 1971 : fig. 12, h); il est de taille plus importante que le « Miacinae incertae sedis » dont le cingulum interne est moins développé et qui présente un ectoflexus mieux marqué; il est intéressant de remarquer que ces caractères distinctifs s'accordent bien avec les diagnoses des espèces du genre *Paramiacis* décrites dans le présent travail; faut-il y voir l'indication que la séparation de ces Miacidae est réalisée dès le niveau de Dormaal?

GAUDRY, A., 1878. — Enchaînement du monde animal dans les temps géologiques. Mammifères tertiaires. Paris, Savy édit. : 293 p., 312 fig.

GINGERICH, P. D., 1983. — Systematics of early Eocene Miacidae (Mammalia, Carnivora) in the Clark's Fork Basin, Wyoming. *Contr. Mus. Paleont. Univ. Mich.*, **26** (10) : 197-225, 13 fig., 7 tab.

GINGERICH, P. D., et D. A. WINKLER, 1985. — Systematics of Paleocene Viverravidae ((Mammalia, Carnivora) in the Bighorn and Clark's Fork Basin, Wyoming. *Contr. Mus. Paleont. Univ. Mich.*, **27** (40) : 87-128, 15 fig., 10 tab.

GUTH, Ch., 1964. — A propos de *Miacis exilis* des phosphorites du Quercy. *Mammalia*, **28** : 359-365, 1 fig., 2 pl.

MATHIS, Ch., 1985. — Contribution à la connaissance des Mammifères de Robiac (Éocène supérieur) : Creodonta et Carnivora. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e série, **7**, section C, (4) : 305-326, 21 fig., 2 tab.

MATTHEW, W. D., 1909. — The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, middle Eocene. *Mem. Am. Mus. nat. Hist.*, **9** (part. 6) ; 293-564, 118 fig., 11 pl.

QUINET, G. E., 1968. — Les mammifères du Landénien continental Belge; Vol. 2. Étude de la morphologie dentaire comparée des « Carnivores » de Dormaal. *Mém. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, **158** : 1-64, 4 fig., 7 pl., 3 tab.

RICH, Th. H. V., 1971. — Deltatheridia, Carnivora and Condylarthra (Mammalia) of the Early Eocene, Paris Basin, France. *Univ. Calif. Publs geol. Sci.*, **88** : 72 p., 18 fig.

SCHLOSSER, M., 1887. — Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialen, Creodonten und Carnivoren des Europaïschen Tertiärs. *Beitr. Paläont. Geol. Öst.-Ung.*, **6** : 224 p., 9 pl.

SPRINGHORN, R., 1980. — *Paroodectes feisti*, der erste Miacide (Carnivora, Mammalia) aus dem Mittel-Eozän von Messel. *Paläont. Z.*, **54** (1/2) : 171-198, 10 fig., 2 tab.

— 1982. — Neue Raubtiere (Mammalia : Creodonta, Carnivora) aus dem Lutetium der Grube Messel (Deutschland). *Palaeontographica*, Abt. A, **179** (4-6) : 105-141, 9 fig., 15 pl., 5 tab.

— 1985. — Zwei neue Skelette von *Miacis ? kessleri* (Mammalia, Carnivora) aus den lutetischen Olschiefern der « Grube Messel ». *Senckenberg. leth.*, **66** (1/2) : 121-142, 6 fig.

TEILHARD DE CHARDIN, P., 1915. — Les carnassiers des phosphorites du Quercy. *Annls Paléont.*, 9 : 103-191, 13 fig., pl. 12-20, 8 tab.

VAN VALEN, L., 1965. — Some european Proviverrini (Mammalia, Deltatheridia). *Palaeontology*, **8** (part. 4) : 638-665, 6 fig., 2 tab.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4[e] sér., 9, 1987,
section C, n° 3 : 327-363.

Study of the Pikermi Hipparions
Part II : Comparisons and odontograms

by George D. KOUFOS

Abstract. — The present paper is the second part of a revision of the Pikermi Hipparions. The first part [1] comprised generalities, taxonomy and statistical tables for data collected according to the International Hipparion Conference (New York, 1981). In the present part, the two species, *Hipparion brachypus* and *H. mediterraneum*, are compared and discriminated using either scatter diagrams or ratio diagrams for skulls, mandibles, teeth and limb bones (including carpals and tarsals). Twelve plates illustrate skull, mandible, tooth and metapodial morphologies. Odontograms show in detail the effect of wear on teeth dimensions and morphologies. Criteria are proposed to distinguish between hipparion anterior and posterior phalanges.

Résumé. — Cet article constitue la deuxième partie d'une révision des Hipparions de Pikermi. La première partie [1] comprenait les généralités et la taxonomie ainsi que des tableaux statistiques de données recueillies sur l'ensemble du squelette en suivant les recommandations de la Conférence Internationale sur les Hipparions (New York, 1981). Dans cette deuxième partie, les deux espèces reconnues, *Hipparion brachypus* et *H. mediterraneum*, sont comparées et distinguées à l'aide de diagrammes de dispersion et de diagrammes de rapports. *H. brachypus* est globalement plus grand qu'*H. mediterraneum*. Son crâne est relativement plus large, tant au niveau du front que du diastème, mais ses choanes sont plus étroites. Sa face est relativement longue et la fosse préorbitaire est située plus loin de l'orbite. La mandibule d'*H. brachypus* présente un museau relativement plus long et plus large que celui d'*H. mediterraneum*. Les dents sont plus grandes et plus plissées. Les os des membres sont en général plus grands et plus robustes. Cet article présente aussi quelques critères de distinction entre phalanges centrales antérieures et postérieures d'Hipparion et des odontogrammes qui mettent en évidence l'effet de l'usure sur les dimensions et les morphologies dentaires.

G. D. KOUFOS, *Aristotelian University of Thessaloniki, Department of Geology and Physical Geography, 54006 Thessaloniki, Greece.*

C — COMPARISONS OF THE PIKERMI HIPPARIONS

1. Skull

The skulls of adult *H. mediterraneum* are generally smaller than those of *H. brachypus* and appear similar in overall dimensions to skulls of young *H. brachypus*. The skulls of the two species differ also by their proportions. Figure C-1 illustrates both points by a ratio diagram (SIMPSON, 1941). The reference, zero-line, is composed of average measurements for *H. mediterraneum*. On the whole, the dimensions of *H. brachypus* are situated above this line, which means that they are larger. But not all of them, and not in the same way. The choanal

1. Published in *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4[e] sér., 9, 1987, C, n° 2 : 193-248.

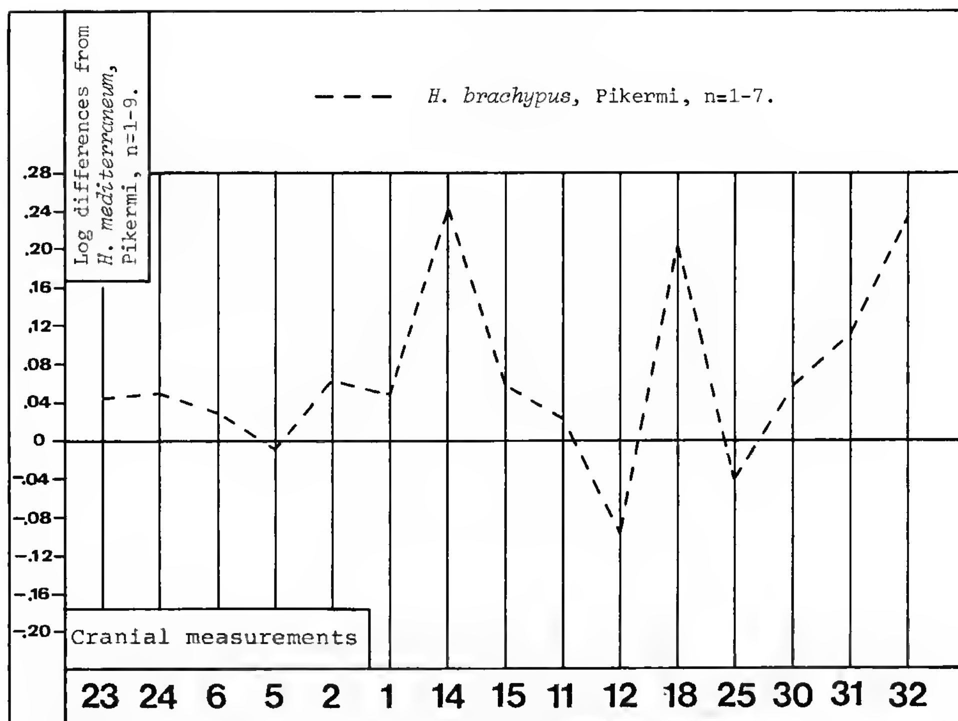


Fig. C-1. — Ratio diagram comparing the skulls of the Pikermi *Hipparion* species. 1. Muzzle length; 2. Palatal length; 5. Post-palatal length; 6. Basilar length; 11. Minimal breadth of the choanae; 12. Maximal breadth of the choanae; 14. Minimal muzzle breadth; 15. Muzzle breadth; 18. Frontal breadth; 23. Anterior ocular line; 24. Posterior ocular line; 25. Facial height; 30. Length of the naso-incisival notch; 31. Cheek length; 32. Distance between orbit and preorbital fossa.

width (measurement 12) and the facial height (measurement 25) are smaller in *H. brachypus* than in *H. mediterraneum*. The width of the muzzle at the diastema (14) and the frontal width (18) are not only larger, but also « relatively » larger in *H. brachypus*. The « cheek » is relatively longer too, the nasoincisival nocth being situated far away from the orbit (measurement 31). The anterior part of the skull (measurements 2 and 1) is relatively longer in *H. brachypus* than the posterior part (measurement 5). The palate is relatively wider in *H. mediterraneum* [the indices of palatal length (measurement 2) to palatal width (measurement 13) are of 221.5 in *H. brachypus* but only of 197 in *H. mediterraneum*]. Preorbital fossae are present in both species with similar developments and shapes. In *H. brachypus* however, the fossa is situated farther from the orbit (measurement 32) and its axis is usually parallel to the long axis of the skull; in *H. mediterraneum*, the fossa is relatively close to the orbit and its axis forms an angle of about 45° with the skull axis. Naturally, all these metrical differences correspond to morphological differences which can be described, although less precisely, by words : thus, the choanae of *H. mediterraneum* are rather oval while they appear more elongated and elliptical in *H. brachypus*. The latter has a longer face and a narrower palate, and so on.

2. Mandible

The comparison of the mandibles (fig. C-2) gives similar results. The mandible of *H. brachypus* is considerably larger than that of *H. mediterraneum* (measurement 1). The muzzle of *H. brachypus* is relatively longer (measurement 2); the lengths of the symphysis and of the diastema (13, 16) are larger too, since they are, at least partly, correlated with the muzzle length. The index of muzzle length (2) to muzzle width (7) is naturally higher (253.7 instead of 219.3) in *H. brachypus*, and it can be used to discriminate the two species.

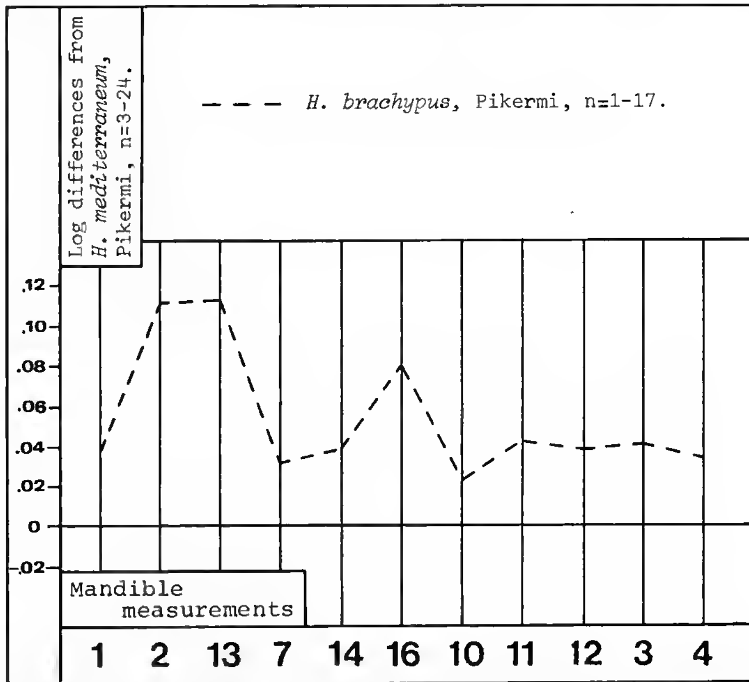


FIG. C-2. — Ratio diagram comparing the mandibles of the Pikermi *Hipparion* species. 1. Length; 2. Muzzle length; 3. Premolar length; 4. Molar length; 7. Muzzle breadth; 10. Height of the jaw behind m_3; 11. Height of the jaw between p_4 and m_1; 12. Height of the jaw in front of p_2; 13. Symphysis length; 14. Minimal breadth of the symphysis; 16. Length of the diastema p_2-i_3.

3. Milk cheek teeth

The upper milk teeth of *H. mediterraneum* are smaller than those of *H. brachypus* (fig. C-3). The unworn or little worn teeth do not figure in the diagrams because they are too difficult to measure exactly. Even so, different stages of wear are responsible for the observed overlap. The enamel plication is rich in *H. brachypus* and simple in *H. mediterraneum*. The plication number can be used to show this difference (fig. C-4). The size and shape of the protocone is different in the two species; it is large and elliptical-rounded in *H. brachypus* while it is small

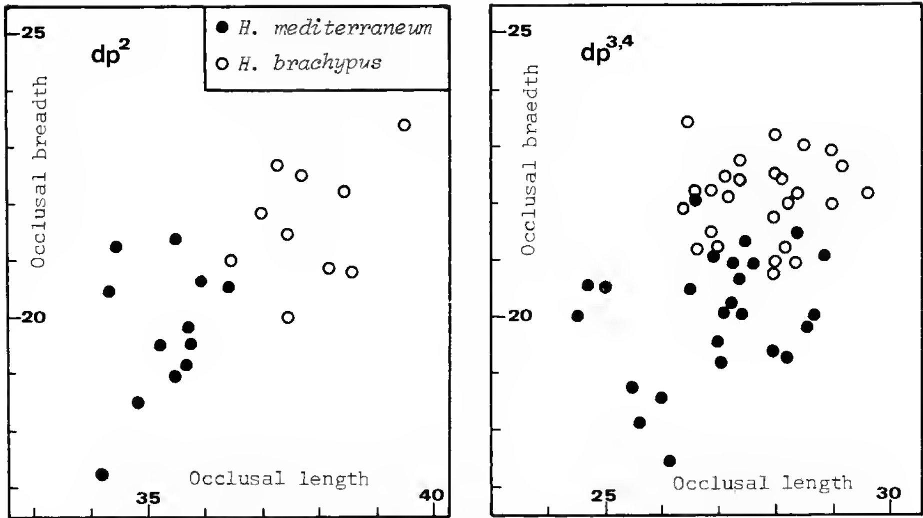


Fig. C-3. — Scatter diagram Lo/Bo of the upper milk teeth of the Pikermi *Hipparion* species.

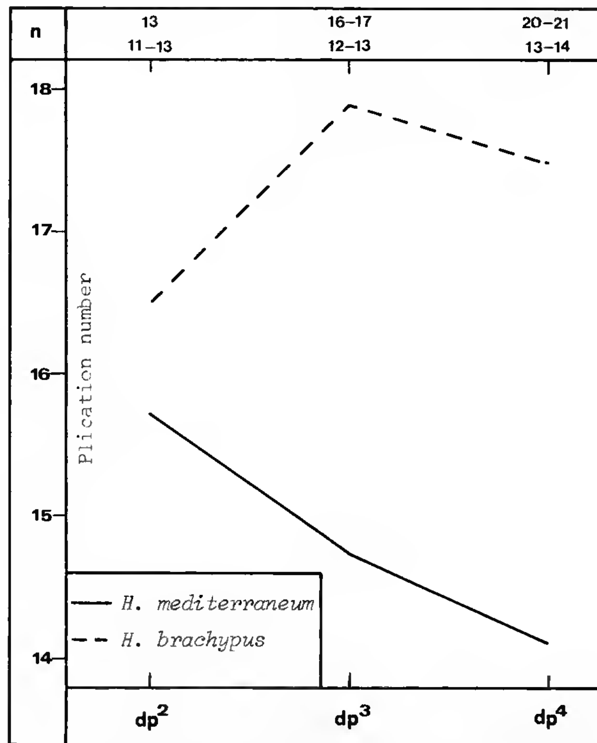


Fig. C-4. — Plication number of the upper milk teeth of the Pikermi *Hipparion* species. The numbers in the upper part of the diagrams show the number of the specimens for *H. brachypus* (upper line) and *H. mediterraneum* (lower line).

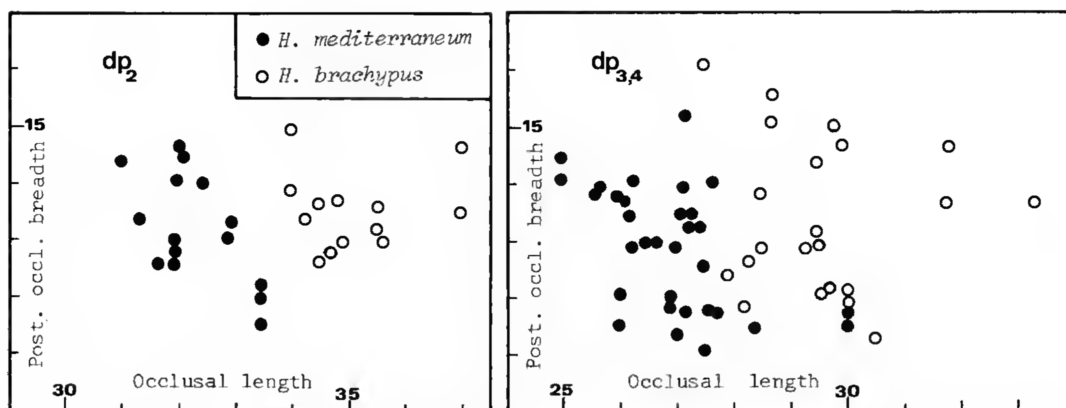


FIG. C-5. — Scatter diagram Lo/Bo post. for the lower milk teeth of the Pikermi *Hipparion* species.

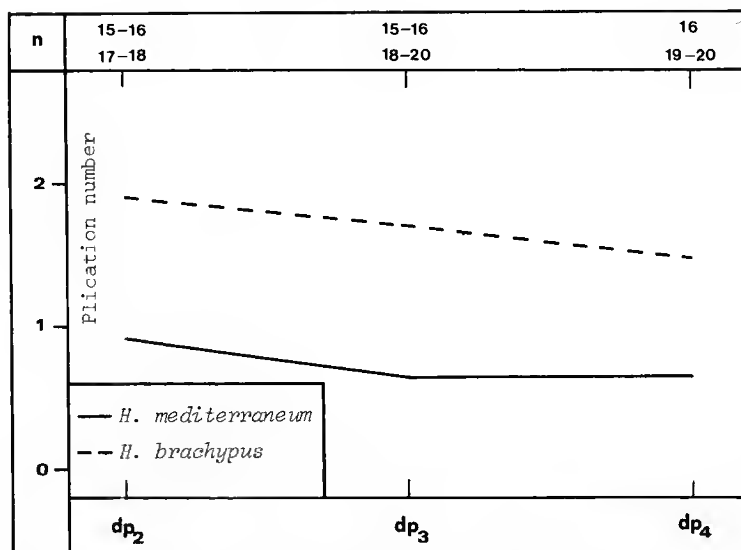


FIG. C-6. — Plication number of the lower milk teeth of the Pikermi *Hipparion* species; explanations as in figure C-4.

and elliptical-oval in *H. mediterraneum*. The presence of dp¹ is a distinctive character. Besides its size, the frequency of its presence can also be used. It is almost always present (90 %) and large in *H. brachypus*, while it is rarer (50 %) and small in *H. mediterraneum*.

The lower milk teeth are separated into two groups (fig. C-5). The large one corresponds to *H. brachypus* and the other to *H. mediterraneum*. The enamel plication is richer in *H. brachypus* than in *H. mediterraneum* (fig. C-6). Moreover the enamel of the flexids in *H. brachypus* is crenelated while this feature is very rare in *H. mediterraneum*. The ectostylid is larger, the parastylid is more developed and the protostylid is more plicated in *H. brachypus*.

The pli caballinid is also more frequent in *H. brachypus* (58.6 %) than in *H. mediterraneum* (30.3 %). The presence of dp_1 is also very frequent (55.5 %) in *H. brachypus* at the difference of *H. mediterraneum* (12.5 %). The above mentioned differences of the milk teeth are summarized in the following table.

	Size	Enamel plication	Protocone	Ectostylid	Pli caballinid	Size of dp^1_1	Presence of dp^1_1
H. mediterraneum	Small	Low	Small elliptical oval	Small	Rare	Small	Rare
H. brachypus	Large	High	Large elliptical rounded	Large	Frequent	Large	Frequent

Thus, the distinction between the two species using only milk teeth is possible, although not always easy.

4. Permanent cheek teeth

The differences of the permanent cheek teeth are even more evident. The occlusal length (L_o) of the upper cheek teeth at the different stages of wear is given in figure C-7. The L_o of *H. brachypus* is larger in all cases; the L_o becomes smaller through the wear in both species. There are some exceptions, mainly in m^3, which are due to their general shape. The stages of wear of the teeth in situ were estimated after comparison with isolated teeth.

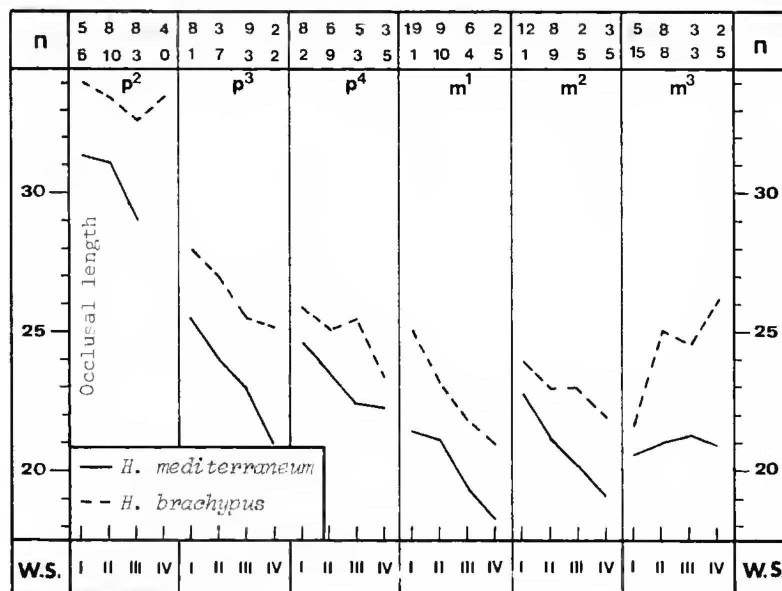


FIG. C-7. — Occlusal length of the upper cheek teeth of the Pikermi *Hipparion* species at the different wearing stages (W.S.); explanations as in figure C-4.

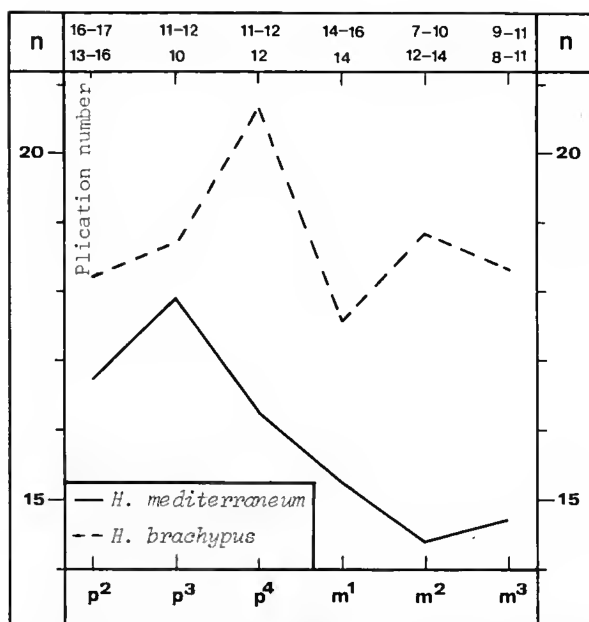


FIG. C-8. — Plication number of the upper cheek teeth of the Pikermi *Hipparion* species; explanations as in figure C-4.

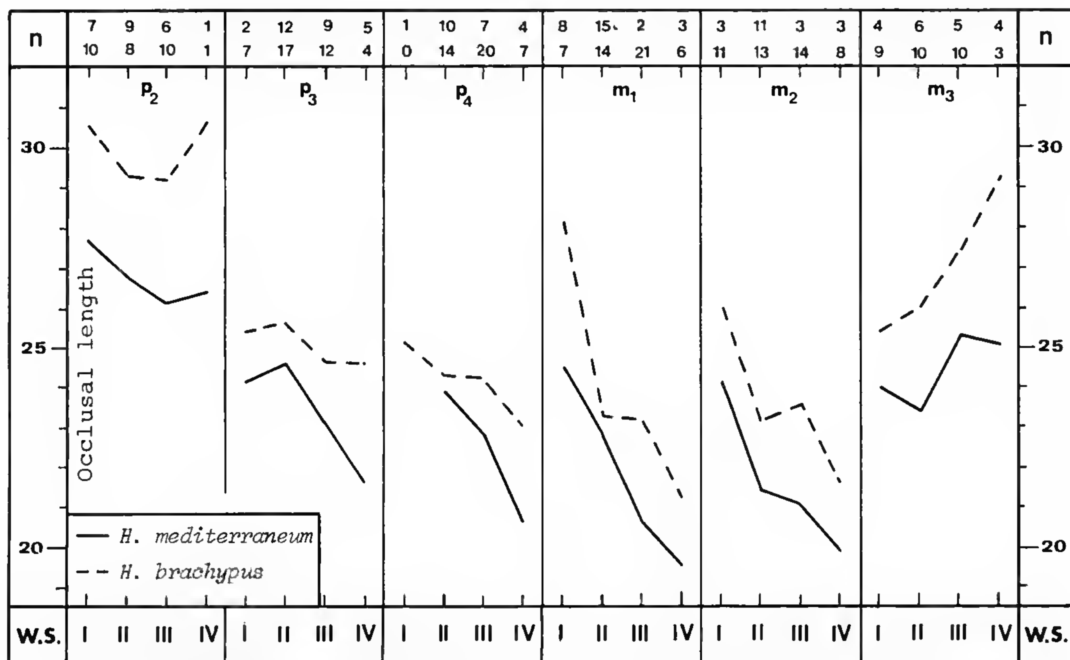


FIG. C-9. — Occlusal length of the lower cheek teeth of the Pikermi *Hipparion* species at the different wearing stages; explanations as in figure C-4.

There are no clear differences in the protocone. The protocone index is similar in both species and cannot be used for distinction. The enamel plication is a useful character; both the shape and the number of plis are different. The plis are narrow and deep in *H. brachypus*, while in *H. mediterraneum* they are shallow and rounded. The plication number, too, is larger in *H. brachypus* (fig. C-8). The plication number used is the mean value for teeth at the second and third stages of wear because at these stages it is more representative. The pli caballinid is well developed and multiple in *H. brachypus*, but it is very small, simple and sometimes absent in *H. mediterraneum*. The presence of dp^1 is also different in the two species. It is absent in *H. mediterraneum* while in *H. brachypus* it is present with a frequency of 30.7 %. Figure C-9 shows the size differences in the lower cheek teeth of the two species and the decrease in the length usually produced by wear. The differences in the enamel plications of the flexids are not as well marked as for the upper cheek teeth except for the $p_{3,4}$ (fig. C-10); for this comparison, only teeth belonging to the second and third stages of wear were used. The preflexid index is different in the two species, specially in premolars (fig. C-11). Other morphological differences are: the rare protostylid, the large parastylid, the rare and simple pli caballinid of *H. mediterraneum*. dp_1 are absent in both species; there is only one mandible of *H. brachypus* with dp_1. Using all differences mentioned above, the distinction between the lower cheek teeth of the two Pikermi hipparions is possible.

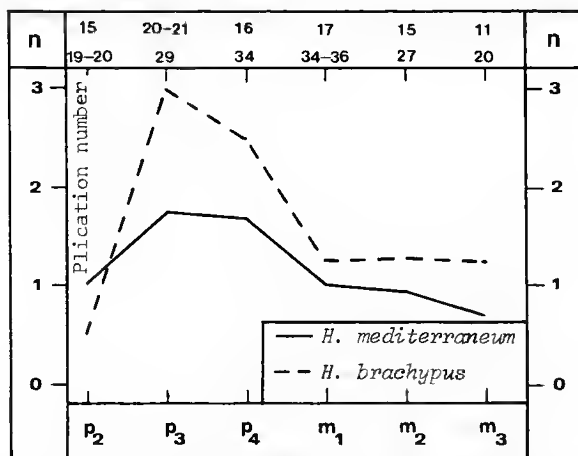


FIG. C-10. — Plication number of the lower cheek teeth of the Pikermi *Hipparion* species; explanations as in figure C-4.

5. Postcranial skeleton

The ratio diagram (fig. C-12) shows that the humerus of *H. brachypus* is larger, more robust, and has some relatively larger distal articular diameters (7, 9, and 11) than the humerus of *H. mediterraneum*.

The radius (fig. C-13) is larger in *H. brachypus* and appears to have a wider distal end (measurement 10), but the diaphysis seems relatively weaker (measurements 3 and 4) than in *H. mediterraneum*.

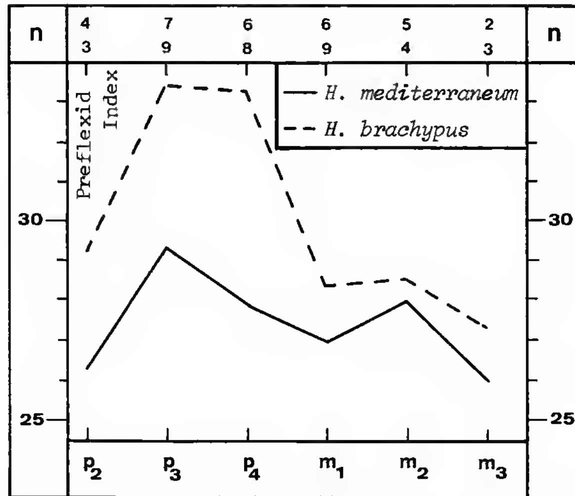


FIG. C-11. — Preflexid index of the lower cheek teeth of the Pikermi *Hipparion* species; explanations as in figure C-4.

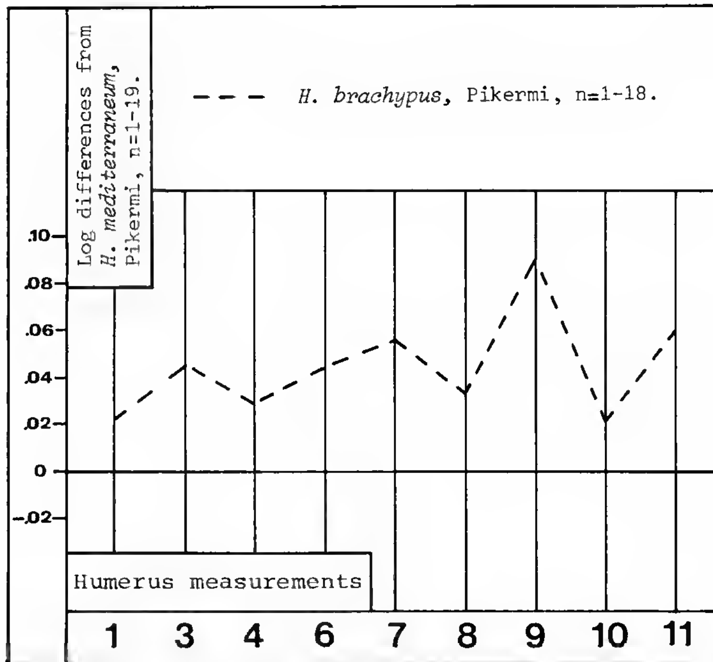


FIG. C-12. — Ratio diagram comparing the humerus of the Pikermi *Hipparion* species. 1. Maximal length; 3. Minimal breadth of diaphysis; 4. DAP of diaphysis at the level of 3; 6. Proximal DAP at the level of the median tubercule; 7. Maximal breadth of the trochlea; 8. Distal maximal DAP; 9. Maximal trochlear heigth (medial); 10. Minimal trochlear height (in the middle); 11. Trochlear height at the sagittal crest, near the condyle.

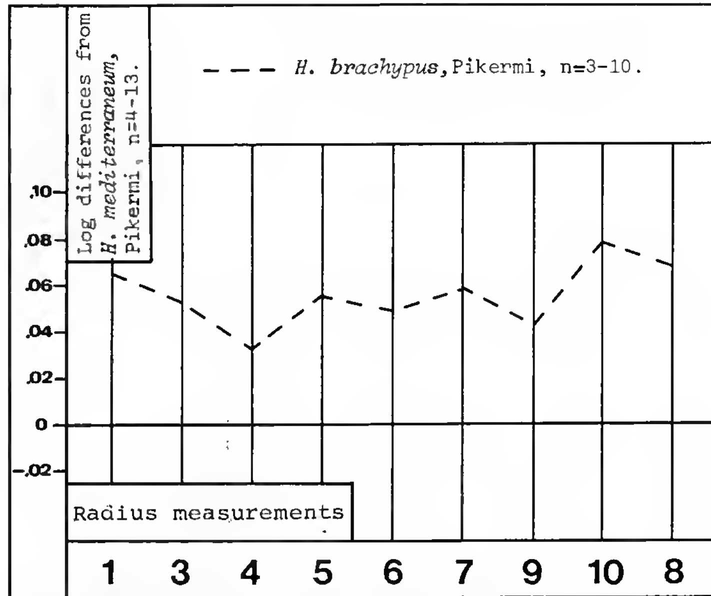


Fig. C-13. — Ratio diagram comparing the radius of the Pikermi *Hipparion* species. 1. Maximal length; 3. Minimal breadth of the diaphysis; 4. DAP of the diaphysis at the level of 3; 5. Proximal articular breadth; 6. Proximal articular DAP; 7. Proximal maximal breadth; 8. Distal articular breadth; 9. Distal articular DAP; 10. Distal maximal breadth.

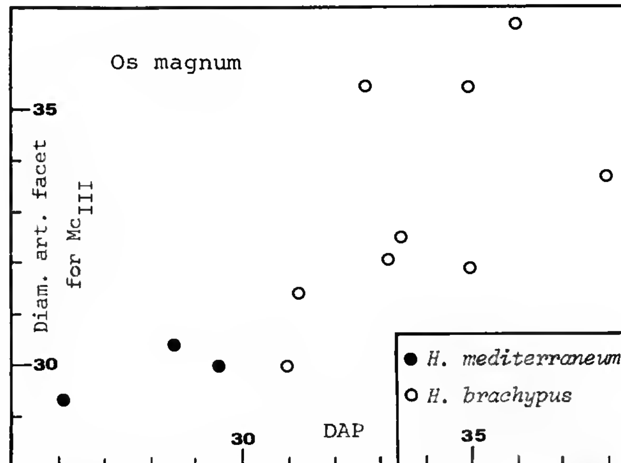


Fig. C-14. — Scatter diagram DAP/Diameter art. facet for Mc_{III} for the os magnum of the Pikermi *Hipparion* species.

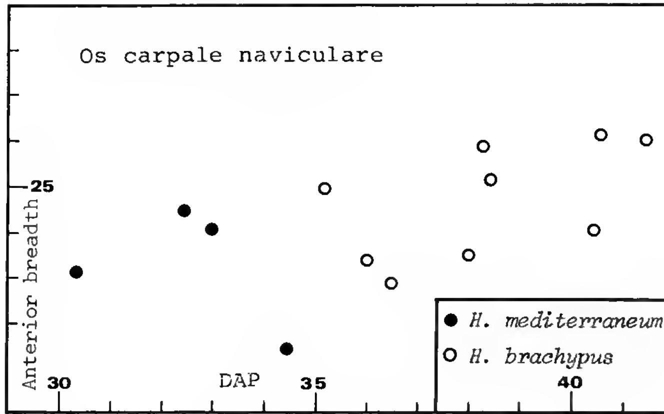


FIG. C-15. — Scatter diagram DAP/Anterior breadth for the os carpale naviculare of the Pikermi *Hipparion* species.

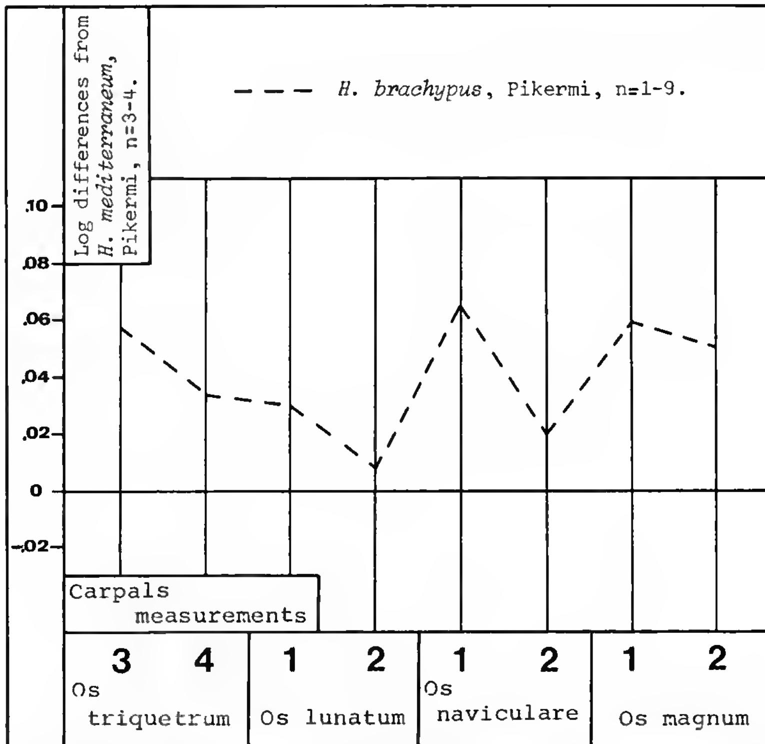


FIG. C-16. — Ratio diagram comparing the carpals of the Pikermi *Hipparion* species. Os triquetrum : 3. Maximal breadth ; 4. Maximal DAP. Os lunatum : 1. DAP ; 2. Maximal length. Os naviculare and magnum : 1. DAP ; 2. Anterior breadth.

The distinction of carpals was somewhat difficult. Fortunately, some of them were connected to metacarpals (whose species attribution is clear) and I used them as reference. Figures C-14 and C-15 show the differences between the os magnum and the os naviculare of the two hipparions. Another comparison of carpals is given in the ratio diagram of figure C-16. *H. brachypus* carpals are larger than those of *H. mediterraneum* and the anteroposterior diameters are usually relatively larger than the widths (except for the triquetrum).

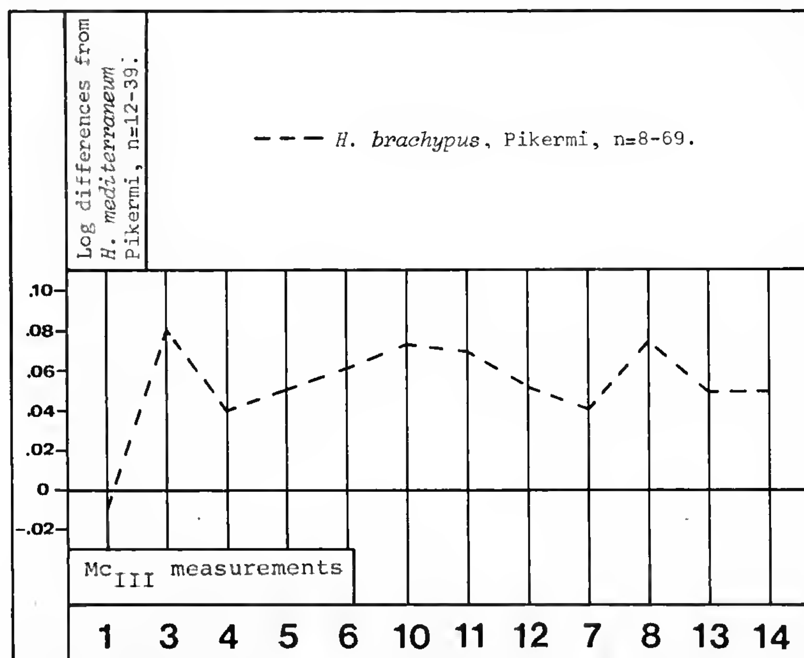


FIG. C-17. — Ratio diagram comparing the third metacarpals of the Pikermi *Hipparion* species. 1. Maximal length; 3. Breadth of the diaphysis (in the middle); 4. DAP idem at the level of 3; 5. Proximal articular breadth; 6. Proximal articular DAP; 7. Maximal diameter of the articular facet for magnum; 8. Diameter of the anterior facet for hamatum; 10. Distal maximal supra-articular breadth; 11. Distal maximal articular breadth; 12. Distal maximal DAP of the keel; 13. Distal minimal DAP of the lateral condyle; 14. Distal maximal DAP of the medial condyle.

The central metacarpals differ also in their proportions (fig. C-17); with a similar length (measurement 1), the metacarpals of *H. brachypus* are wider (3, 10, 11) but have lesser antero-posterior diameters (4, 12); the articular facet for the hamatum (8) is better developed. The lateral metacarpals of *H. brachypus* are short and robust as the central ones.

The tibias of the two Pikermi species differ in size. The anteroposterior diameter of the diaphysis at 10 cm from the distal end of the bone (additional measurement) together with the distal transverse diameter (fig. C-18) can be used for the distinction of the tibia even in the cases when exist only distal ends of the bone. The length and the proximal anteroposterior diameter of the tibia of *H. mediterraneum* are remarkably smaller than those of *H. brachypus*.

The tarsals were distinguished in a way similar to the carpals. There are mainly size differences between the two Pikermi *Hipparion* species. The calcaneum of the two species can

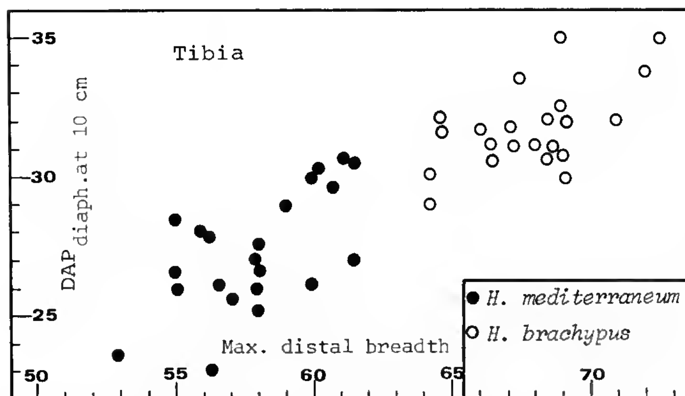


FIG. C-18. — Scatter diagram Maximal distal breadth/DAP of the diaphysis at 10 cm from the base for the tibia of the Pikermi *Hipparion* species.

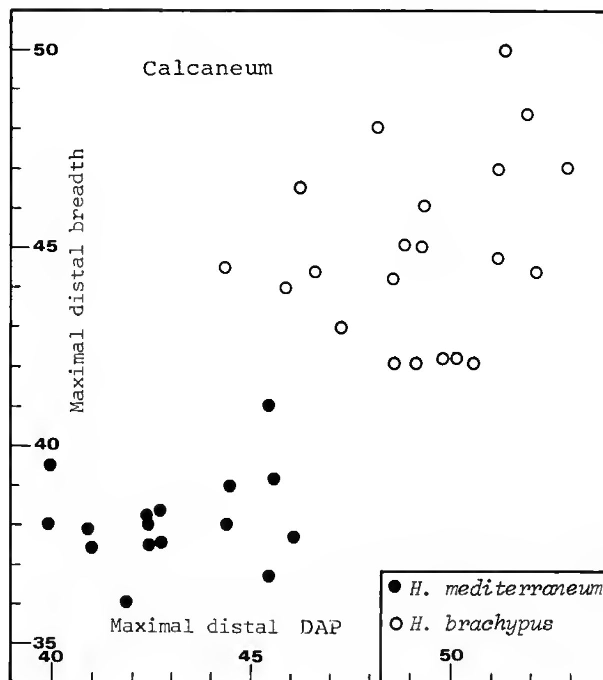


FIG. C-19. — Scatter diagram Maximal distal DAP/Maximal distal breadth for the calcaneum of the Pikermi *Hipparion* species.

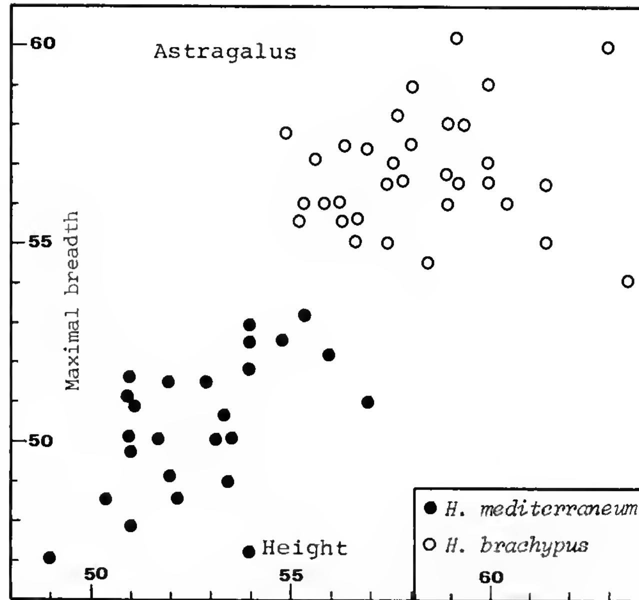


FIG. C-20. — Scatter diagram Heigth/Maximal breadth for the astragalus of the Pikermi *Hipparion* species.

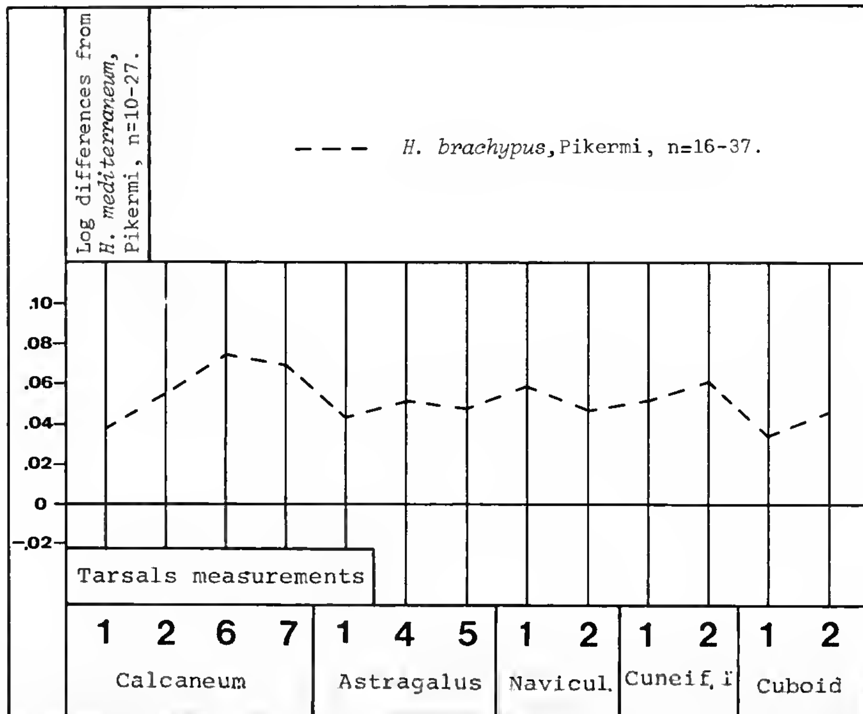


FIG. C-21. — Ratio diagram comparing the tarsal bones of the Pikermi *Hipparion* species. Calcaneum : 1. Maximal length; 2. Length of the proximal part (coracoid process); 6. Distal maximal breadth; 7. Distal maximal DAP. Astragalus: 1. Maximal length (hright); 4. Maximal breadth; 5. Distal articular breadth. Os naviculare : 1. Maximal DAP; 2. Breadth. Os cuneiform I : 1. Breadth; 2. Distal DAP. Cuboid : 1. DAP; 2. Anterior breadth.

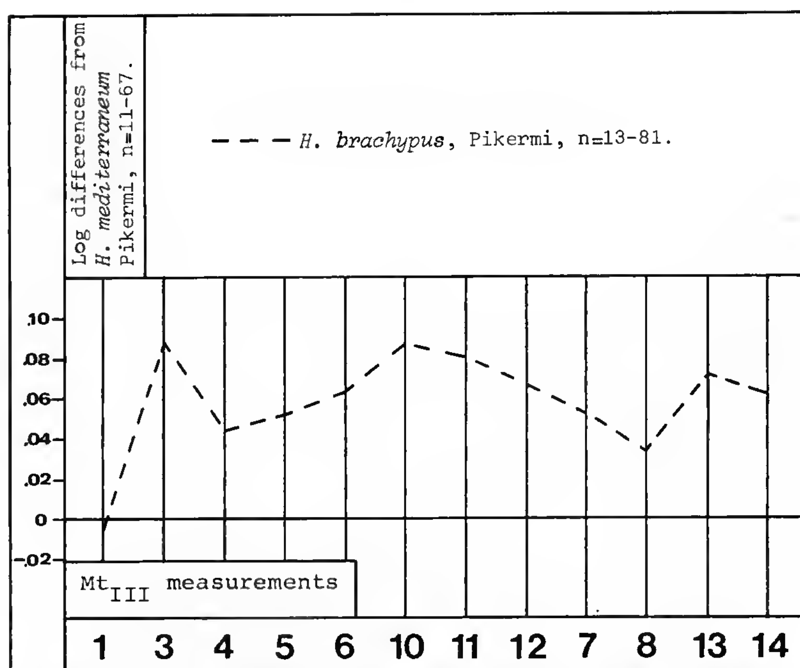


FIG. C-22. — Ratio diagram comparing the third metatarsals of the Pikermi *Hipparion* species. 1. Maximal length; 3. Breadth of the diaphysis (in the middle); 4. DAP of the diaphysis at level of 3; 5. Proximal articular breadth; 6. Proximal articular DAP; 7. Maximal diameter of the articular facet for the cuneiform 1; 8. Diameter of the articular facet for the cuboid; 10. Distal maximal supra-articular breadth; 11. Distal maximal articular breadth; 12. Distal maximal DAP of the keel; 13. Distal minimal DAP of the lateral condyle; 14. Distal maximal DAP of the medial condyle.

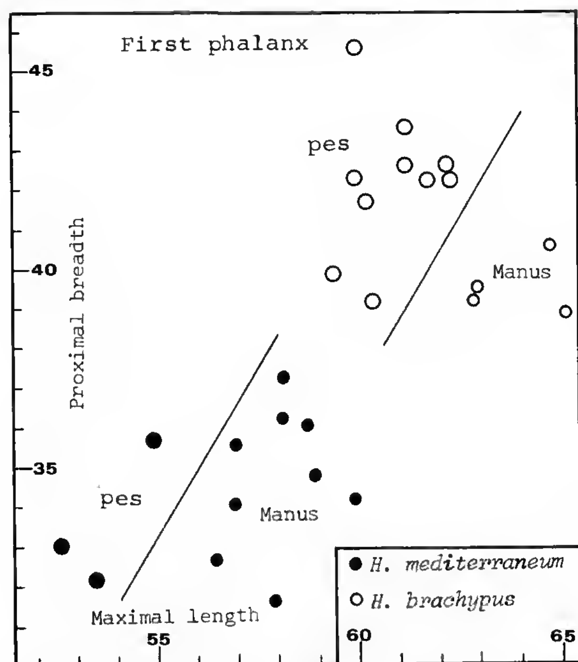


FIG. C-23. — Scatter diagram Maximal length/Proximal breadth for the first phalanges of the Pikermi *Hipparion* species.

be distinguished by using DT_{max} and DAP_{max} (measurements 6, 7), in a scatter diagram (fig. C-19). The attempt with some other pairs of measurements did not give a clear distinction.

The astragali may be distinguished by using the height and the maximum breadth (measurements 1, 4) (fig. C-20). They fall into one large-sized group (*H. brachypus*) and another small-sized one (*H. mediterraneum*).

Similar differences in size can be observed in the other small tarsals. In the diagram of figure C-21 the tarsal bones of the two species are compared. The difference in size is clear and *H. mediterraneum* has more slender tarsals than *H. brachypus*.

The third metatarsals of the Pikermi materials are distinguished into two groups as the metacarpals. The first group contains short and robust metatarsals (*H. brachypus*) and the second long and slender ones (*H. mediterraneum*). These differences are clear in the diagram of figure C-22. In this diagram the remarkably large breadth of the diaphysis (measurement 3) as well as the wide distal end of the metatarsal (measurements 10, 11) are also clear. The same differences in size are also observed in the lateral metatarsals.

The first phalanges of the central digits connected with metapodials were plotted first alone in the diagram of figure C-23 in order to observe the relative position of the anterior and posterior phalanges. After that, the isolated phalanges were plotted also on the same diagram.

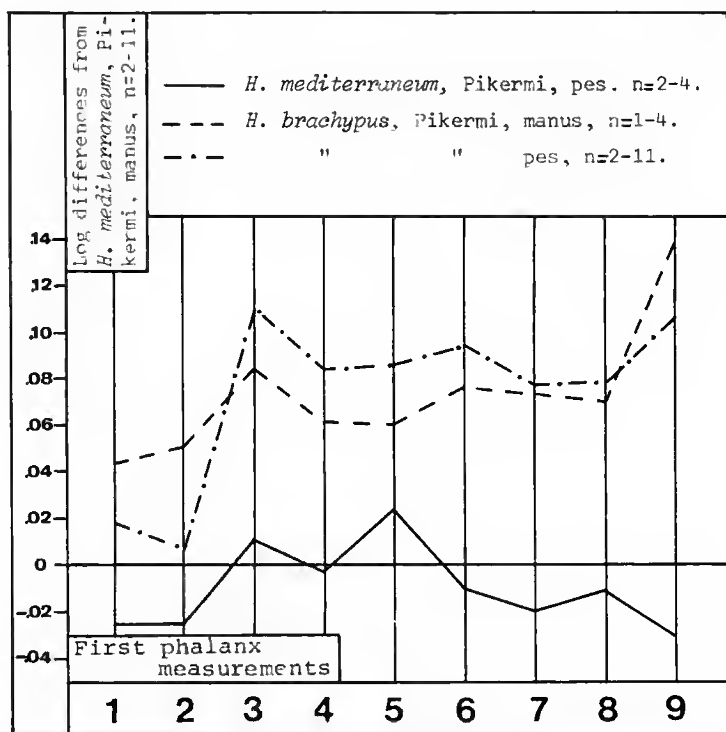


FIG. C-24. — Ratio diagram comparing the first phalanges of the Pikermi *Hipparion* species. 1. Maximal length; 2. Anterior length; 3. Minimal breadth of the diaphysis; 4. Proximal breadth; 5. Proximal DAP; 6. Distal breadth at the tuberosities; 7. Distal articular breadth; 8. Distal articular DAP; 9. Minimal length of the trigonum phalangis.

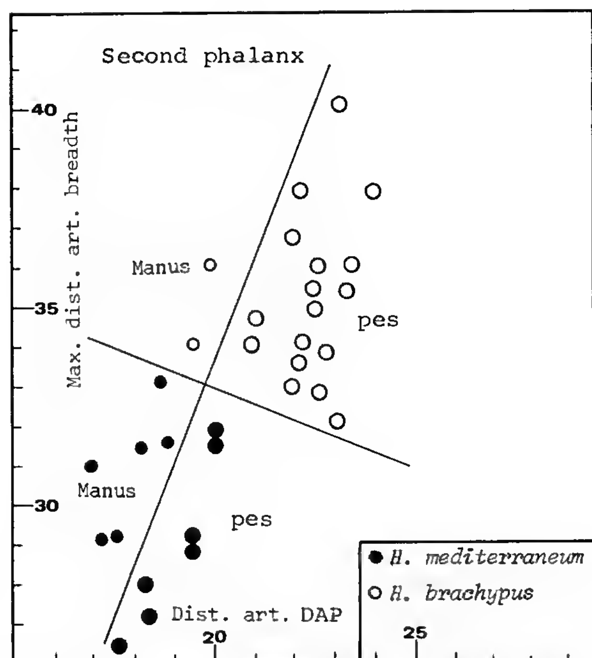


FIG. C-25. — Scatter diagram Distal articular DAP/Maximal distal articular breadth for the second phalanges of the Pikermi *Hipparion* species.

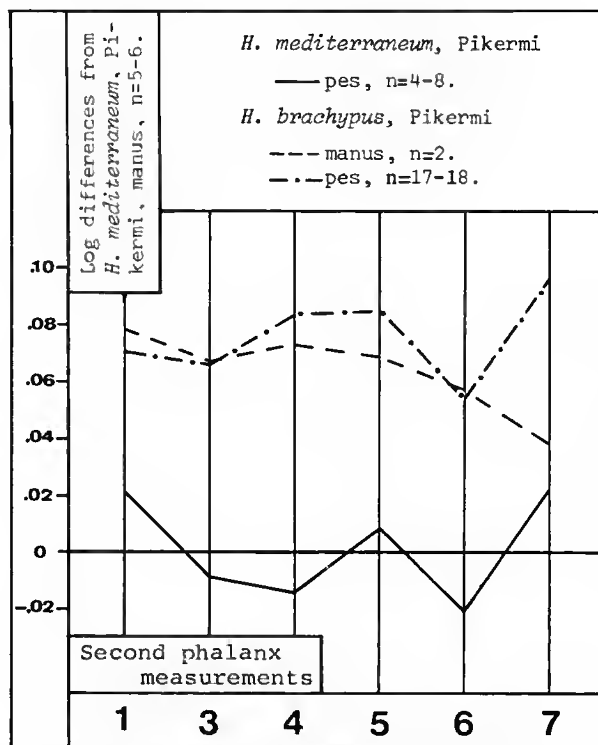


FIG. C-26. — Ratio diagram comparing the second phalanges of the Pikermi *Hipparion* species. 1. Maximal length; 3. Minimal breadth of the diaphysis; 4. Proximal maximal breadth; 5. Proximal DAP; 6. Distal articular maximal breadth; 7. Distal articular DAP.

Usually the anterior phalanges are longer (measurement 1) than the posterior. On figure C-24, the first phalanges of each limb of each species are compared. The differences in size are evident. But there are also differences in proportions between anterior and posterior phalanges. Posterior phalanges are wider in the diaphysis and have more narrow distal articulations (measurements 3, 7). Measurement 9 is also shorter in posterior phalanges. Moreover, posterior phalanges of *H. mediterraneum* have relatively deeper proximal ends (measurement 5).

The second phalanges of the central digit are distinguished in figure C-25 in the same way as the first ones, using $DT_{dist.}$ and $DAP_{dist.}$ in a scatter diagram. The posterior phalanges are distally deeper than the anterior ones. This difference is also clear in the diagram of figure C-26 (measurement 7). The other proportions are rather similar. In *H. mediterraneum*, second posterior phalanges have relatively deep proximal ends (measurement 5).

These differences between the posterior and anterior central phalanges of the Pikermi hipparions can be possibly used for the distinction of all the phalanges of the genus *Hipparion*.

D — ODONTOGRAMS

The teeth of hipparions change their morphology and dimensions with wear and it is interesting to know how these changes are going on and how they can be represented in a diagram. The odontograms proposed here can easily and clearly represent these changes. The term "odontogramme" was used for the first time by PETIT (1939) in his work on *Equus* teeth. SONDAAR used it also when he presented the changes of *Hipparion* teeth due to wear in figures, photographs and tables of measurements (1961; pl. X, fig. A, B, C, D; tab. IV, p. 255).

For the present chapter, teeth were divided into four groups (p^2_2, $p^{3,4}_{3,4}$, $m^{1,2}_{1,2}$, m^3_3). Each was again divided into four groups according to the stages of wear (GROMOVA, 1953; SONDAAR, 1961; FORSTÉN, 1968; International New York Conference, 1981). In the odontograms the vertical axis of the diagram gives the values of the studied dimension and the horizontal axis, the different stages of wear of each group of teeth. In the upper horizontal part of the diagram are written the numbers of specimens for each group of teeth. The upper line concerns *H. brachypus* and the lower one, *H. mediterraneum*. Then the mean values for each wear group anf for each group of teeth are plotted in this axial system and lines for each species are drawn. Thus it is possible to see the change of each dimension or morphological character (e.g. enamel plication) with wear and the differences between the species. The various dimensions and morphological characters will be studied further on.

1. Upper cheek teeth

Occlusal length (L_o) (fig. C-7 and D-1)

The size difference between *H. mediterraneum* and *H. brachypus* is clear. It is also clear that the length of the crown decreases with wear in all teeth except m^3. The last is a curved tooth and its anterior part appears first. Then as the wear goes on, the posterior part rises and total length increases. The large length of the fourth stage p^2 of *H. brachypus* and the small one of the fourth stage m^3 of *H. mediterraneum* are probably due to the small number of specimens.

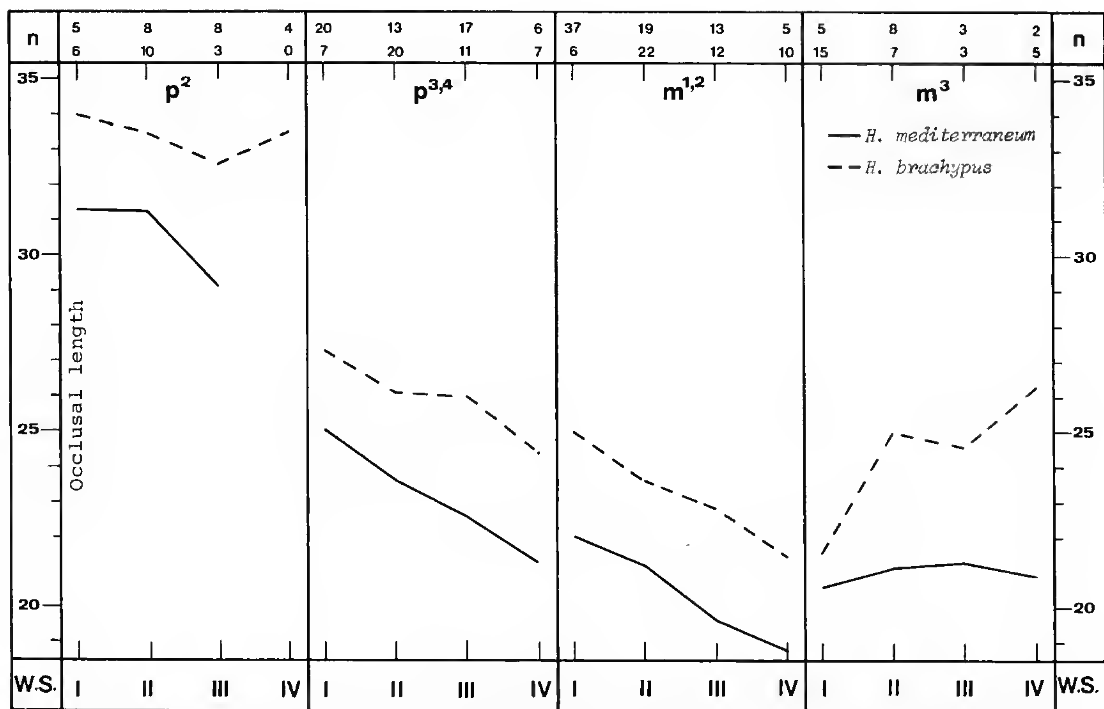


FIG. D-1. — Change of the occlusal length of the upper cheek teeth of the Pikermi *Hipparion* species with wear.

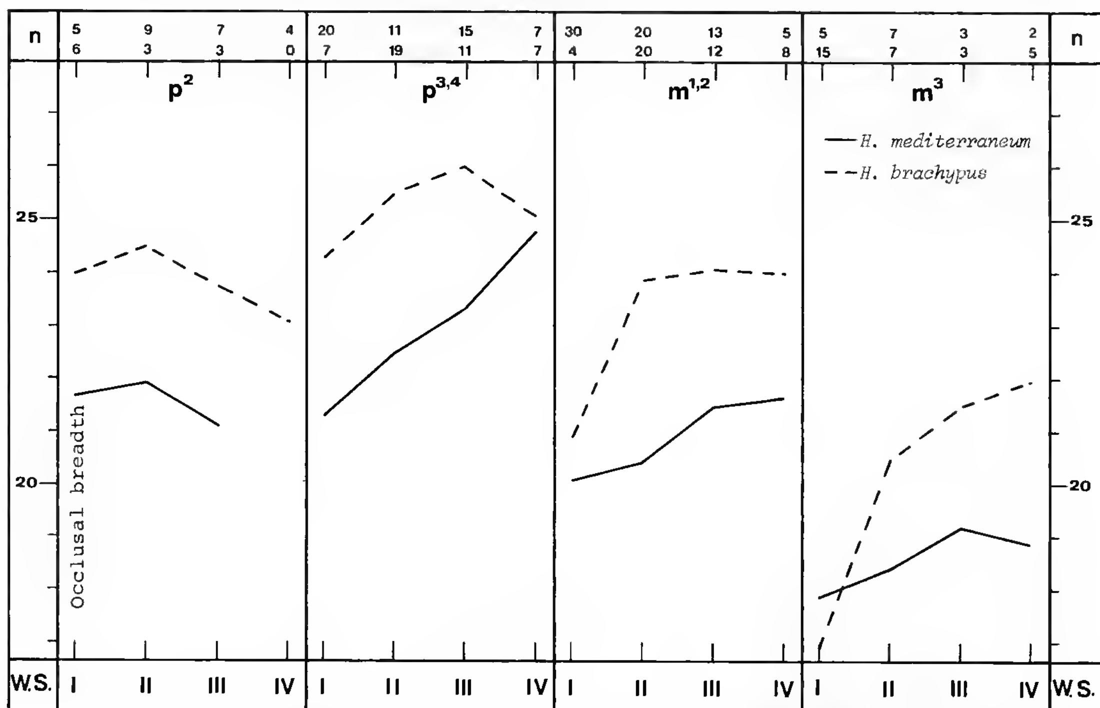


FIG. D-2. — Change of the occlusal breadth of the upper cheek teeth of the Pikermi *Hipparion* species with wear.

Occlusal breadth (B_o) (fig. D-2)

The B_o of p^2 increases at the beginning but then decreases and this is due to the shape of the tooth. In the other cheek teeth the B_o increases with wear. The difference in size between the two species is also clear, at all stages of wear. The small B_o in the first stage m^3 of *H. brachypus* is probably due to the small number of specimens.

Protocone length (L_p) (fig. D-3)

The L_p of p^2 in *H. brachypus* increases as the wear goes on, while in *H. mediterraneum* it also increases at the beginning but after the second stage, it decreases. The L_p of $p^{3,4}$ in *H. brachypus* increases with wear. In *H. mediterraneum* after a decrease in the third stage, the L_p increases. Similar changes are observed in $m^{1,2}$ and m^3 with the exception of $m^{1,2}$ of *H. mediterraneum* where the increase is continuous. Generally we can say that at the beginning of the wear the protocone is elongated and after the second stage it becomes elliptical; its smallest length is observed at the third stage. After that it increases again and in the very worn teeth the protocone is very large.

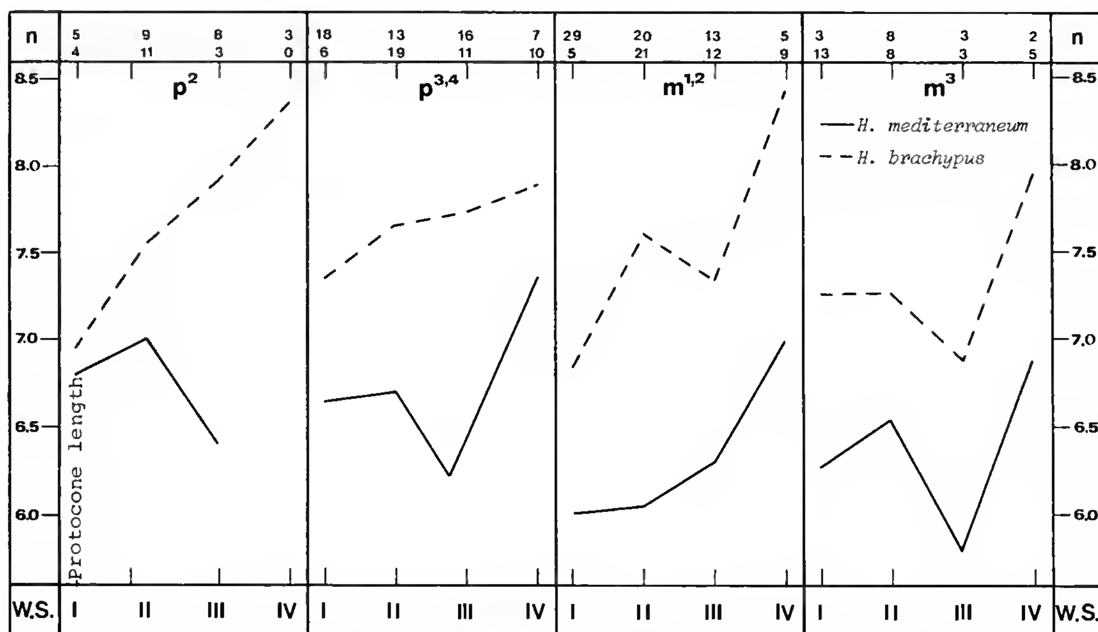


FIG. D-3. — Change of the protocone length of the Pikermi *Hipparion* species with wear.

Protocone breadth (B_p) (fig. D-4)

It is clear that the B_p increases as the wear of the teeth goes on. This increase of the B_p as well as the decrease of the L_p give an idea of the protocone shape. It is elongated and narrow at the first stages, and then it becomes elliptical-oval, and at the last stages, rounded.

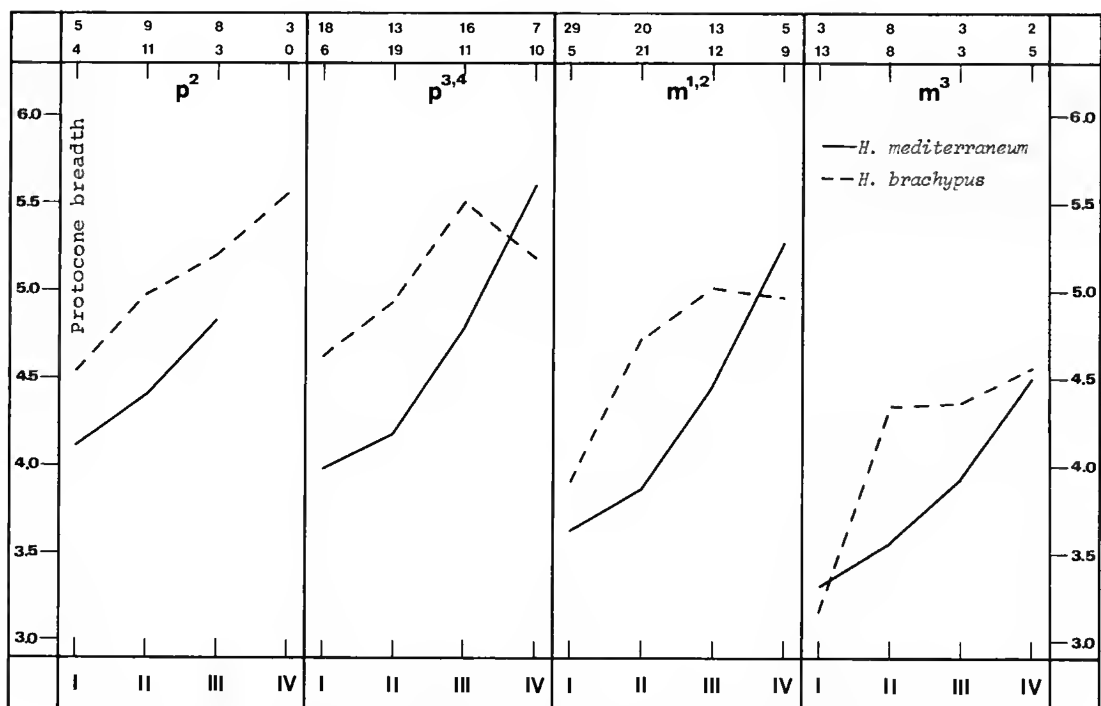


FIG. D-4. — Change of the protocone breadth of the Pikermi *Hipparion* species with wear.

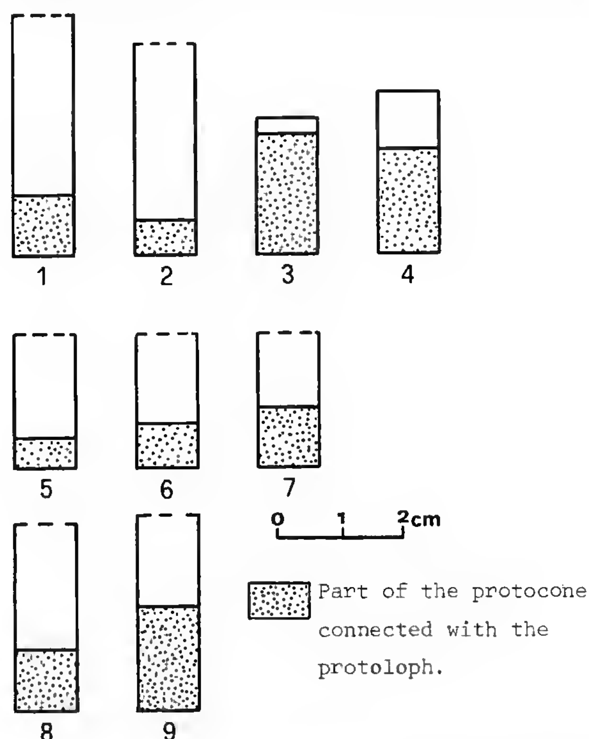


FIG. D-5. — Height of p² at which the protocone is connected with the protoloph. 1. Eppelsheim, BMNH; 2. Concud, BMNH; 3. Valdecebro II (*H. periafricanum*); 4. Valdecebro II (*H. gromovae*); 5. Samos (*H. matthewi*); 6. Samos (*H. dietrichi*); 7. Samos (*H. proboscideum*); 8. Pikermi (*H. mediterraneum*); 9. Pikermi (*H. brachypus*). (1 and 2 : original measurements; 3 to 9 : SONDAAR, 1961.)

Protocone connection (fig. D-5)

The connection of the protocone with the protoloph is usually observed in the very worn teeth of *Hipparion* but in some localities an early and more frequent connection is known. In figure D-5 the height of p^2 for different *Hipparion* species and the part of the protocone which is connected with the protoloph are given. p^2 of *H. brachypus* shows an early connection of the protocone at the beginning of the third stage of wear, while in *H. mediterraneum* this connection begins at the end of the same stage. In the other species of figure D-5 the part of the protocone connected with the protoloph is about the same except in the two species of Valdecebro II. In this locality the connection occurs at the first stages of wear. In the other premolars and molars of the Pikermi hipparions, especially in the very worn teeth, there is also a connection of the protocone. Among the studied teeth of Pikermi there are four $p^{3,4}$ and three $m^{1,2}$ of *H. mediterraneum* and only two $m^{1,2}$ of *H. brachypus* with protocone connected with the protoloph.

Enamel plication (fig. C-8 and D-6)

The enamel plication of *H. mediterraneum* increases up to the second stage of wear and up to the third one in *H. brachypus*. After that, the enamel plication decreases and in the very worn teeth the plication number is very small and more or less the same in both Pikermi *Hipparion* species.

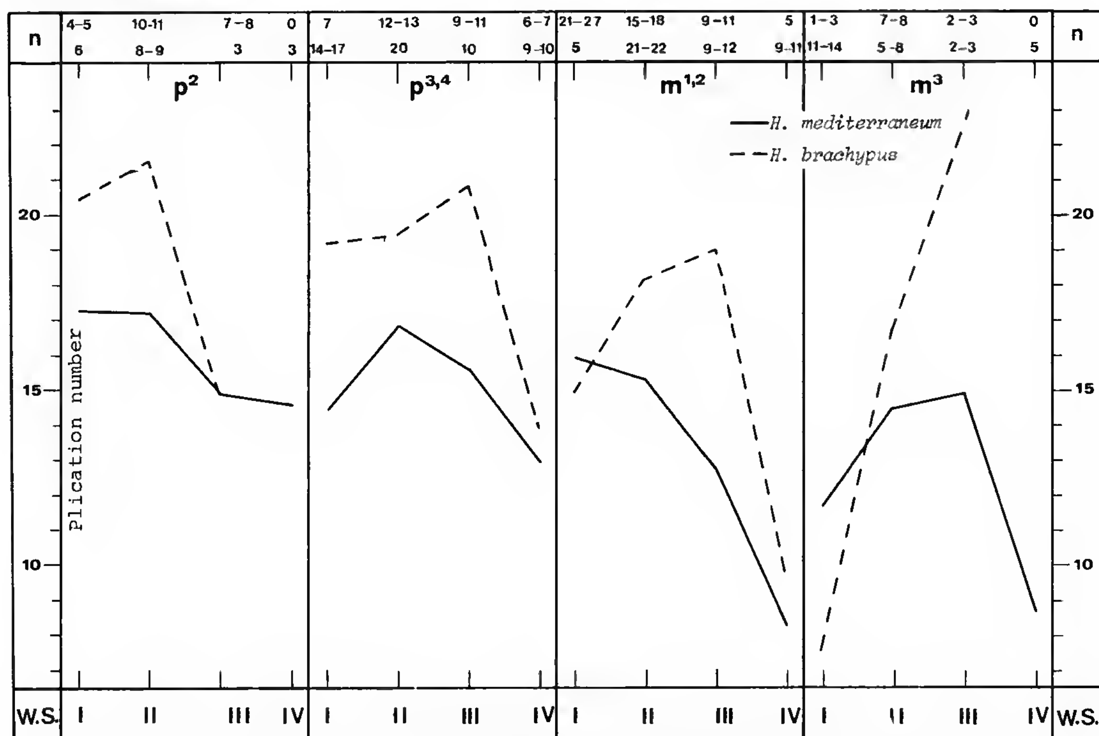


FIG. D-6. — Change of the plication number of the upper cheek teeth of the Pikermi *Hipparion* species with wear.

2. **Lower cheek teeth**

Occlusal length (L_o) (fig. C-9 and D-7)

The wear of the teeth results in a decrease of their length in all teeth except m_3. In the last tooth the length increases and reaches its maximum at the fourth stage. This is due to the general shape of the tooth as well as to the way it grows. An increase of L_o is also observed in the fourth stage of p_2. It is probably due to the very small number of specimens (only one specimen from each species has been observed).

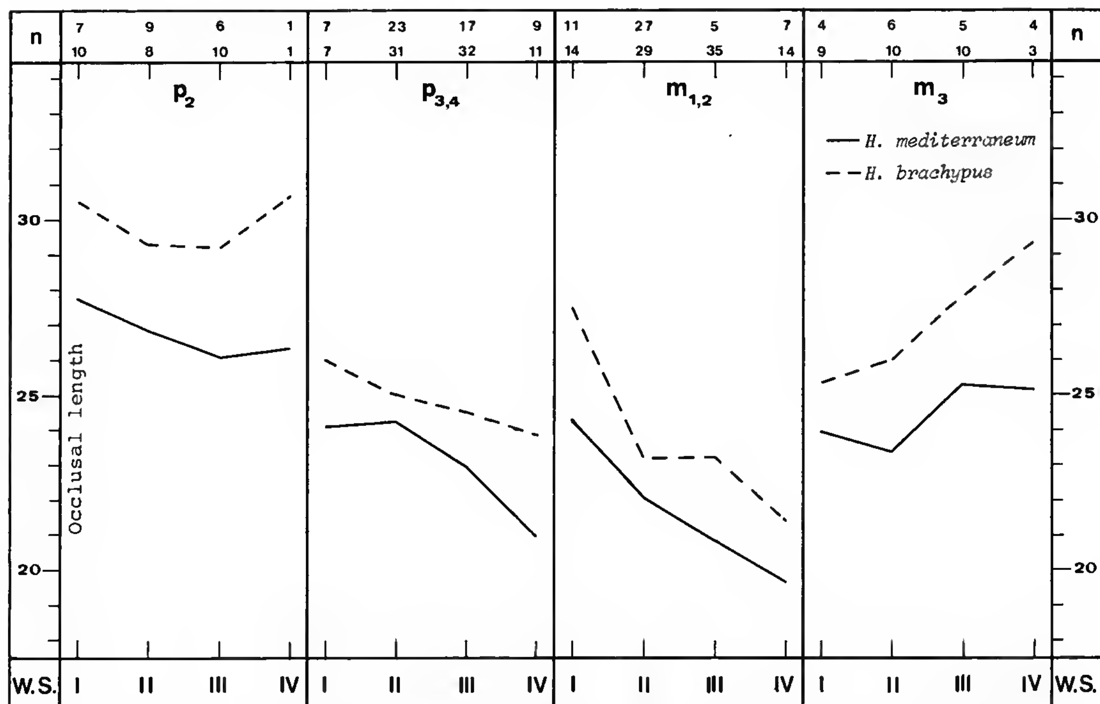


FIG. D-7. — Change of the occlusal length of the lower cheek teeth of the Pikermi *Hipparion* species with wear.

Occlusal breadth (B_o) (fig. D-8 and D-9)

In the lower cheek teeth of hipparions the occlusal breadth is measured in both the anterior and posterior parts of each cheek tooth. The anterior occlusal breadth (B_o ant.) generally increases with wear in all teeth. The posterior occlusal breadth (B_o post.) increases up to the third stage and after that it shows a remarkable decrease and becomes similar to the B_o post. of the first stage. This is not observed in p_2, where the increase of B_o post. is continued. There is an exception in p_2 of *H. brachypus*, where there is a decrease at the third stage.

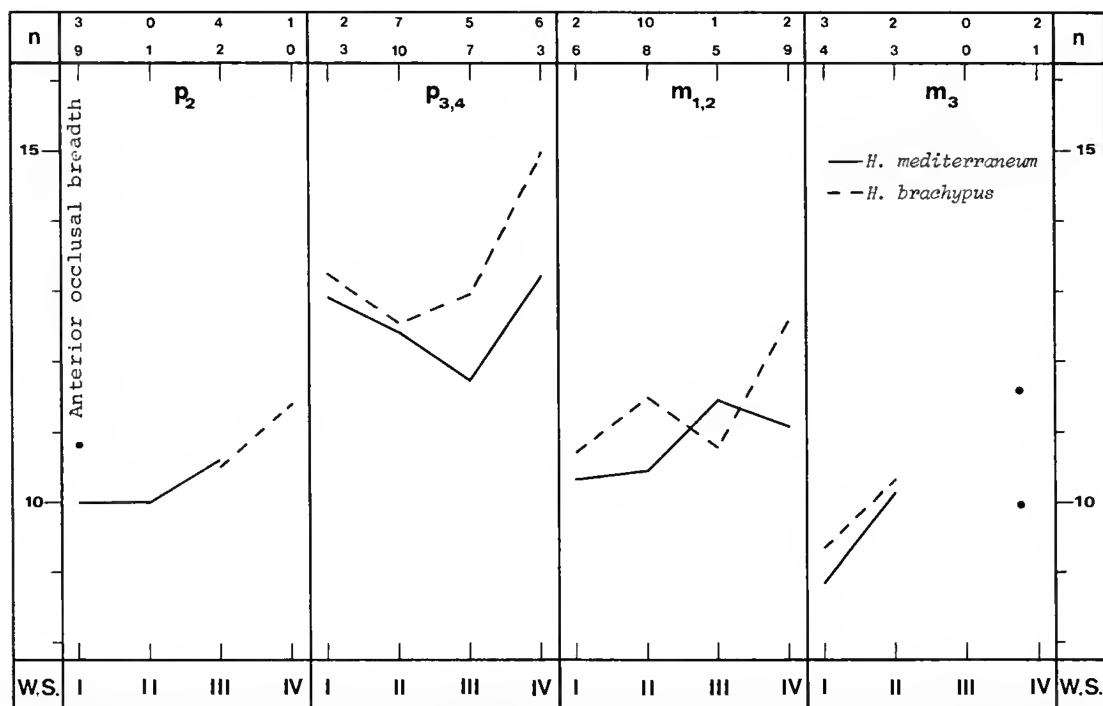


FIG. D-8. — Change of the anterior occlusal breadth of the lower cheek teeth of the Pikermi *Hipparion* species with wear.

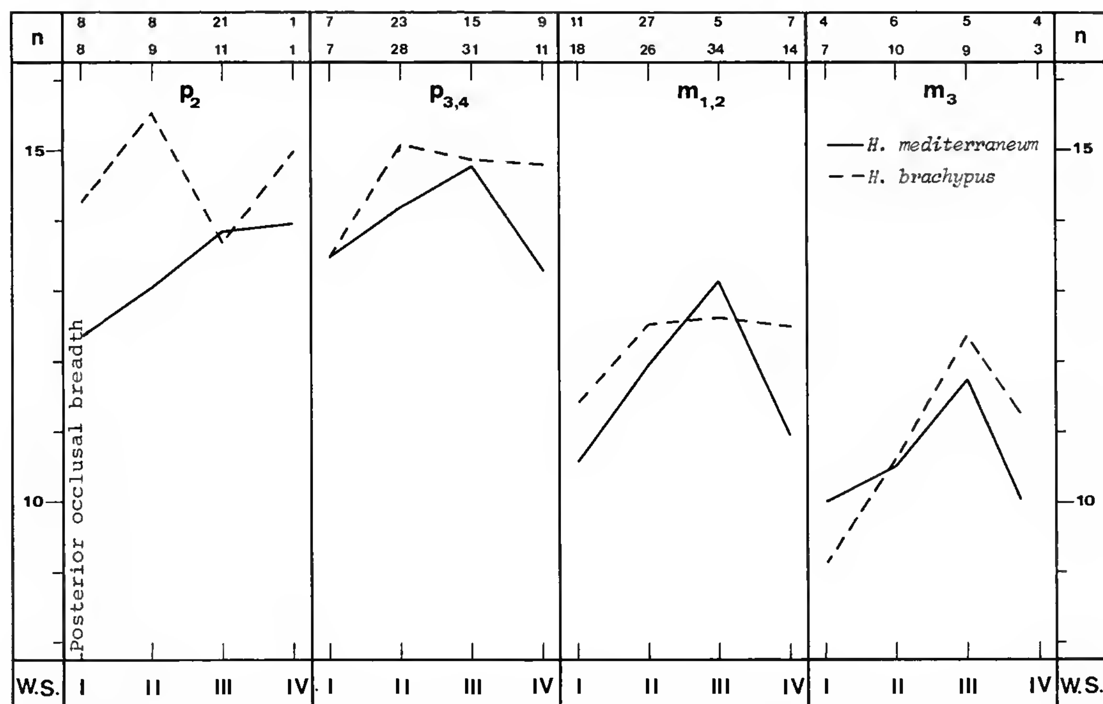


FIG. D-9. — Change of the posterior occlusal breadth of the lower cheek teeth of the Pikermi *Hipparion* species with wear.

Preflexid length (L_{prf}) (fig. D-10)

In $p_{3,4}$ of *H. brachypus* it increases up to the third stage and decreases after. In $p_{3,4}$ of *H. mediterraneum* there is a great decrease from the first to the second stage and after that the L_{prf} stabilizes. $m_{1,2}$ of *H. brachypus* show a more or less similar L_{prf} at all stages of wear. In *H. mediterraneum* the L_{prf} of $m_{1,2}$ decreases from the first to the second stage, then it remains constant up to the third stage, and then it decreases again. In p_2 and m_3 of both species there are no measurements for all stages of wear.

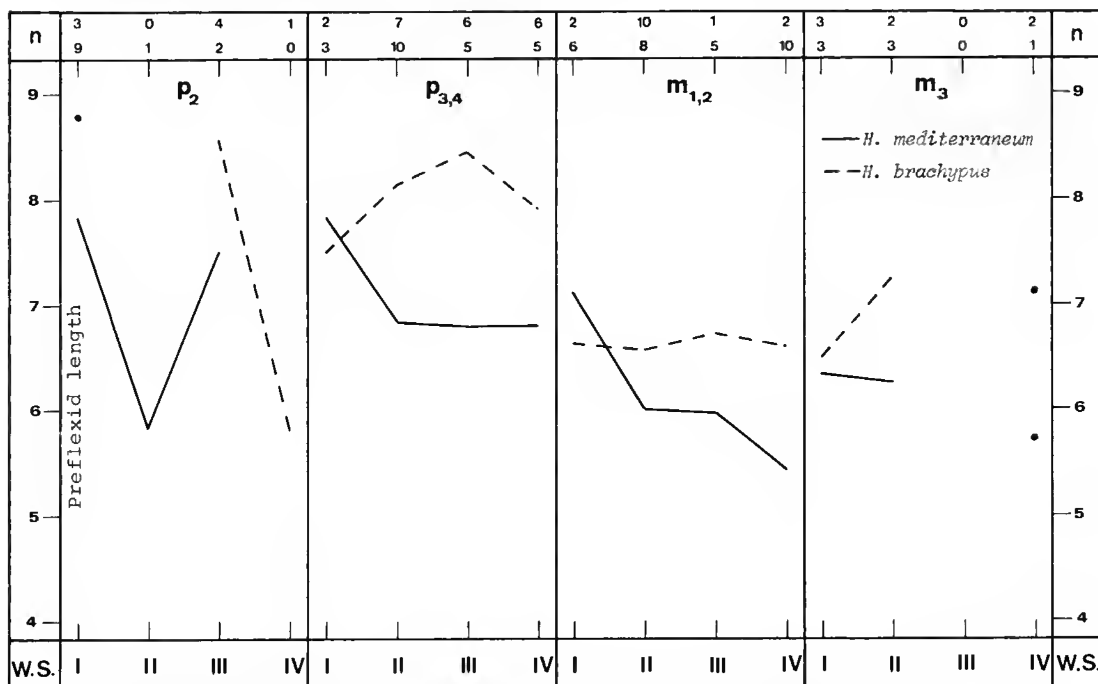


FIG. D-10. — Change of the preflexid length of the Pikermi *Hipparion* species with wear.

Postflexid length (L_{ptf}) (fig. D-11)

The L_{ptf} of p_2 in both species decreases with wear. In $p_{3,4}$ and $m_{1,2}$ of *H. mediterraneum* the wear is followed by a decrease of the L_{ptf} and in *H. brachypus* there is an increase of the L_{ptf} at the third stage. In $p_{3,4}$ and $m_{1,2}$ it is also observed that in the first and second stages, the L_{ptf} of *H. brachypus* is slightly smaller or similar to the L_{ptf} of *H. mediterraneum*. The main changes in dimensions and morphological characters for the Pikermi hipparions, expressed by the odontograms, are given in the following table.

	L_o	B_o	L_p	B_p	Enamel plication
Upper cheek teeth	Decrease	Increase	Decrease at the first wearing stages. Increase at the IVth W.S.	Increase	Increase at the first wearing stages. Decrease at the last W.S.

	L_o	B_o ant.	B_o post.	L_{prf}	L_{ptf}
Lower cheek teeth	Decrease	Decrease at the first wearing stages. Increase at the IVth W.S.	Increase at the first wearing stages. Decrease at the IVth W.S.	Increase at the first wearing stages. Decrease at the IVth W.S.	Increase at the first wearing stages. Decrease at the IIId and IVth W.S.

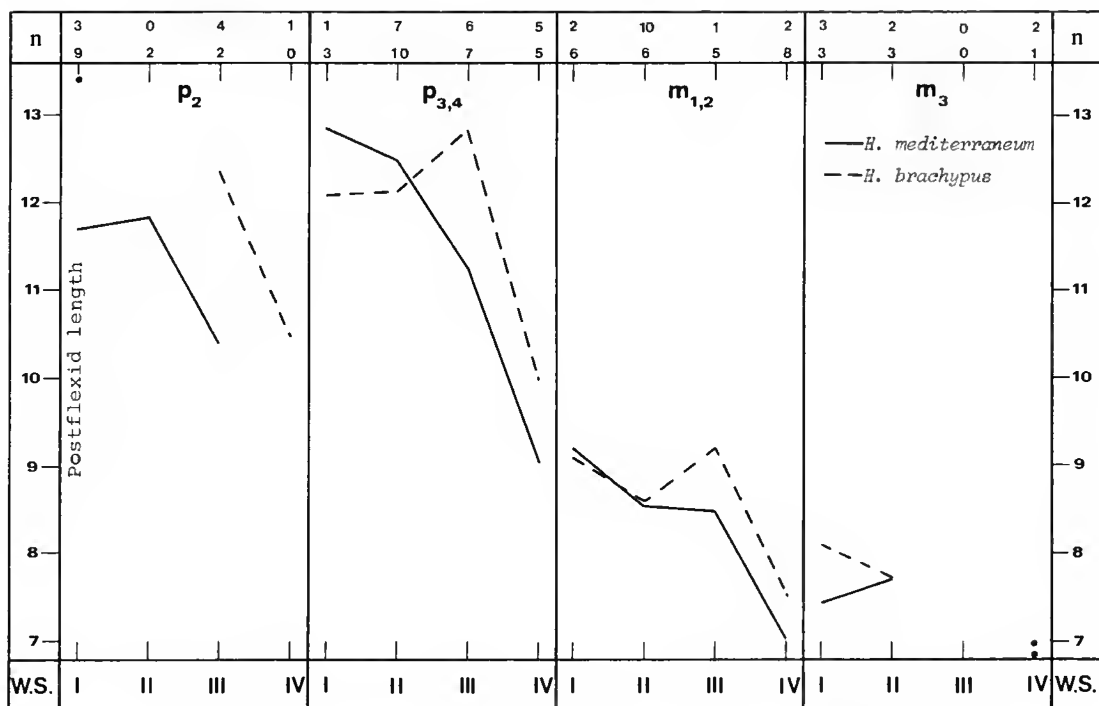


FIG. D-11. — Change of the postflexid length of the Pikermi *Hipparion* species with wear,

CONCLUSIONS

The detailed study of Pikermi hipparion material allowed us : 1) to describe precisely and discriminate two species, 2) to observe some points that can be applied to any study of any

Hipparion species, 3) to propose a well documented "reference species" for further studies on hipparion material.

The existence of two species is specially evident for skulls and teeth but we documented it also for all skeletal elements. Let us remind that till now, only skulls and metapodials have been seriously considered in the literature. One of the Pikermi hipparion is *H. mediterraneum*. It is a middle-sized slender species with moderately plicated teeth and elongated metapodials. The other species is *H. brachypus*. This name was coined by HENSEL (1862) for short and robust metapodials from Pikermi and it must be used for the second hipparion from Pikermi. It is a large-sized robust species with highly plicated cheek teeth. In most cases, scatter diagrams and ratio diagrams separate clearly the two species. Sometimes (milk teeth) the differences are less evident but still present.

Some observations have a more general value for the study of other *Hipparion* species. This is namely the case of the characters distinguishing anterior and posterior phalanges of the central digits. I have tested these characters by plotting isolated phalanges from Maragha in the same diagrams as those used for Pikermi and have noted the same distribution of the new material. Naturally, the study of this question should be continued with more material. Pikermi odontograms, illustrating morphological and metrical teeth changes related to stages of wear, should also be compared with data on other species. Presently it seems that wear does not affect the teeth of different species in exactly the same way.

The tables of measurements (PART I) contain all presently available data for both Pikermi hipparions; they were collected according to the new international methodology recommended by the New York Conference in 1981 (EISENMANN *et al., in press*). They can therefore be used as bases of comparison in any forthcoming study. In the same way as the Pikermi site represents a well known stage and can be used as a standard stratigraphic level, I propose that *H. mediterraneum*, the best documented and classical species of the eastern Mediterranean, be used as a standard of comparison in other hipparion studies. Indeed, this office of "reference species" has already begun (EISENMANN, *in press*; KOUFOS, 1986, 1987) and hopefully will continue.

REFERENCES

A lot of articles about Pikermi fauna and deposits were used for the present work. In the following list there are only the references mentioned in the text.

ABEL, O., 1927. – Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Jena, Verlag von Gustav Fischer 1-679.

DERMITZAKIS, M., 1976. — Observations on the metapodials of *Hipparion* from Pikermi (Attica, Greece). *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, B, 79 : 18-28.

EISENMANN, V., 1979. — Les Chevaux (*Equus* sensu lato) fossiles et actuels : étude craniologique et odontologique. Thèse Doctorat d'État. Sci. Nat., Paris VI, 444 p., 121 fig., 28 pl., 106 tabl.

— 1986. — Comparative osteology of modern and fossil Horses, Halfasses and Asses. *In* : R. H. MEADOW & H. P. UERPMANN (eds), Equids in the ancient world. Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Wiesbaden, Reihe A : 76-116, 44 fig., 3 tabl.

— *In press*. – Les Hipparions de Montredon. *Palaeovertebrata*.

EISENMANN, V., M. T. ALBERDI, C. DE GIULI & U. STAESCHE, *In press*. — *In* : M. WOODBURNE & P. SONDAAR (eds), Studying fossil horses. Vol. I : Methodology. Leiden, Brill..

EISENMANN, V., E. CRÉGUT & A.-M. MOIGNE, 1985. — *Equus mosbachensis* et les grands Chevaux de la Caune de l'Arago et de Lunel-Viel : crâniologie comparée. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4[e] sér., 7, section C, (2) : 157-173, 5 fig., 2 tabl.

FORSTÉN, A. M., 1968. — Revision of the Palearctic *Hipparion*. *Acta zool. fenn.*, **119** : 1-134, 4 pl.

GAUDRY, A., 1862-67. — Animaux fossiles et Géologie de l'Attique. Paris, 42-370.

GROMOVA, V., 1952. — Le genre *Hipparion*. Bur. Rech. géol. min., C.E.D.P., **12** : 1-288, 54 fig., 136 tabl., 13 pl.

HENSEL, R., 1860. — Über *Hipparion mediterraneum*. *Abh. König. Akad. Wiss.*, Berlin : 27-121.

— 1862. — Über die Reste einiger Säugethierarten von Pikermi in der Münchener Sammlung. *Mber. K. preus. Akad. Wiss.*, **27** : 560-569.

KOENIGSWALD, G. H. R. VON, 1965. — Das Leichenfeld als Biotop. *Zool. Jb.*, Syst., **92** : 73-82, 7 Abb.

KOUFOS, G. D., 1986. — Study of the Vallesian Hipparions of the Lower Axios valley (Macedonia, Greece). *Géobios*, **19** (1) : 61-79, 8 fig., 3 pl., 8 tabl.

— 1987. — Study of the Turolian Hipparions of the Lower Axios Valley (Macedonia, Greece). I. Locality « Ravin des Zouaves-5 » (RZO). *Géobios*, **20** (3) : 293-312, 28 fig., 3 tabl.

LEPSIUS, R., 1893. — Geologie von Attika. Berlin.

MARINOS, G., & N. SYMEONIDIS, 1972. — New fossiliferous localities and new data from Pikermi, Attica (in greek with a german summary). *Bull. geol. Soc. Greece*, **9** : 160-176.

MARINOS, G., & N. SIMEONIDIS, 1974. — New finds in Pikermi (Attica) and a general geologic inspection of this paleontological site (in greek with a german summary). *Annls géol. Pays hell.*, **26** : 1-27.

MITZOPOULOS, K., 1894. — General Geology (in greek). Athens. II : 1-607.

NEUMAYER, R. M., 1887. — Erdgeschichte. II Band. Beschreibende Geologie. Leipzig. XII + 880, 581 Abb., 12 Taf.

PETIT, M., 1939. — Anatomie des molaires des Équidés, Cheval et Âne. Imprimerie Toulousaine, 328 p., 206 fig., 110 tabl.

PIRLOT, P. L., 1956. — Les formes européennes du genre *Hipparion*. *Mem. Com. Inst. Géol.*, Diput. Prov. Barcelona, **14** : 1-122.

ROTH, J., & A. WAGNER, 1855. — Die fossilen knochenüberreste von Pikermi in Griechenland. *Abh. bayer. Akad. Wiss.*, **7** : 371-464.

SEN, S., P. Y. SONDAAR & U. STAESCHE, 1978. — The biostratigraphical applications of the genus *Hipparion* with special references to the Turkish representatives. *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, B, **81** : 370-385.

SIMPSON, G. G., 1941. — Large pleistocene felines of North America. *Am. Mus. Novit.*, **1136** : 1-27, 11 fig.

SONDAAR, P., 1961. — Les *Hipparion* de l'Aragón meridional. *Estudios geol., Inst. Invest. geol. Lucas Mallada*, **17** : 209-305.

SONDAAR, P. Y., 1971. — The Samos Hipparion. *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, B, **74** (4) : 417-441, 5 fig., 6 pl., 6 tabl.

STUDER, T., 1911. — Ueber eine neue Pferdeart aus den obermiocaenen Ablagerungen von Samos. *Mitt. naturf. Ges. Bern* : 1-3, 1 pl.

SYMEONIDIS, N., F. BACHMAYER & H. ZAPFE, 1973. — Ausgrabungen in Pikermi bei Athen, Griechenland. *Annln naturh. Mus. Wien*, **77** : 125-132, 2 pl.

SYMEONIDIS, N., F. BACHMAYER & H. ZAPFE, 1979. — Pikermi. *In* : N. SYMEONIDIS *et al.* (eds), Field guide to the Neogene of Attica. *Publs Dep. Geol. Palaeont. Univ. Athens*, A, **33** : 1-36.

WAGNER, A., 1848. — Urweltliche Saügethierreste aus Griechenland. *Abh. bayer. Akad. Wiss.*, **5** : 333-378.

WEITHOFER, A., 1888. — Beiträge zur Kenntniss der fauna von Pikermi bei Athen. *Beitr. Paläont. Öst.-Ung.*, **5** : 225-92, 10 Taf.

WOODBURNE, M. O., & R. L. BERNOR, 1980. — On superspecific groups of some Old World Hipparionine Horses. *J. Paleont.*, **54** (6) : 1319-1348, 7 fig., 4 tabl.

WOODWARD, S. A., 1901. — On the bone-beds of Pikermi, Attica, and on similar deposits in Northern Eubea. *Geol. Mag.*, **8** : 481-486.

ZAPFE, H., 1969. — Das Vorkommen fossiler Landwirbeltiere im Jungtertiär Österreichs und besonders des Weiner Beckens. *Sber. Österr. Akad. Wiss.*, mathw. kl., Abt. I, **177** : 65-87, 2 Abb.

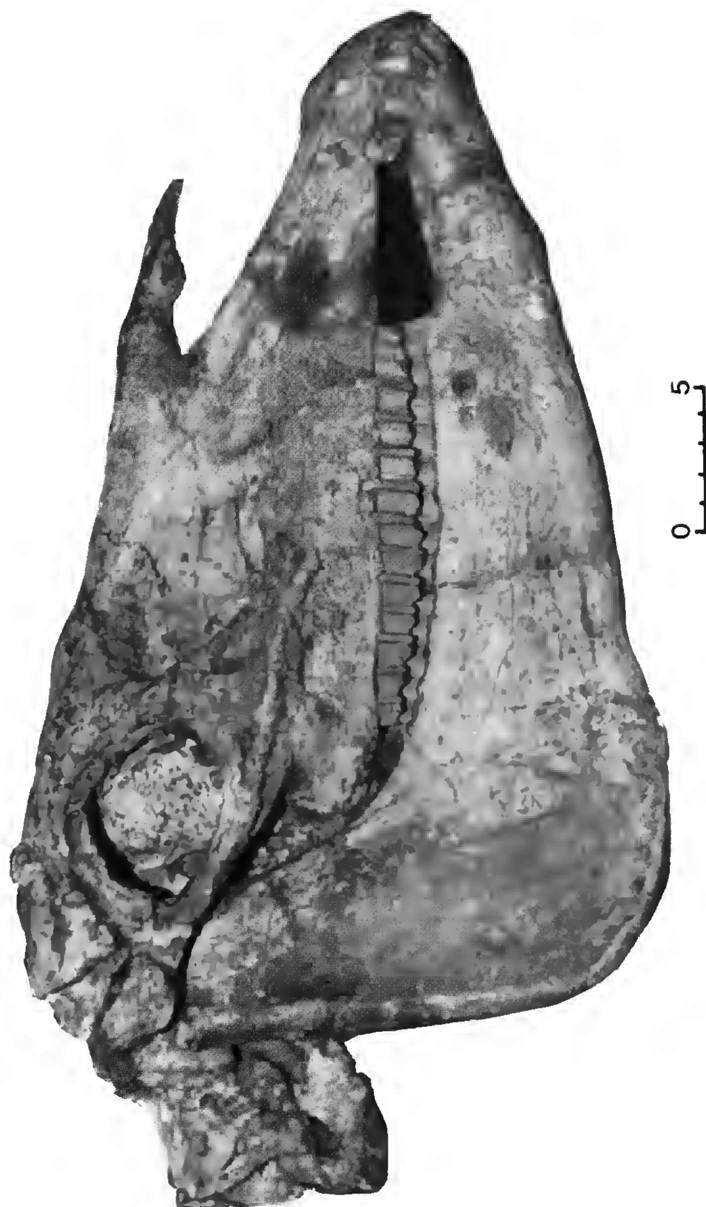


PLATE I. — *Hipparion mediterraneum*, Pikermi, MNHN PIK-259, skull and mandible associated.

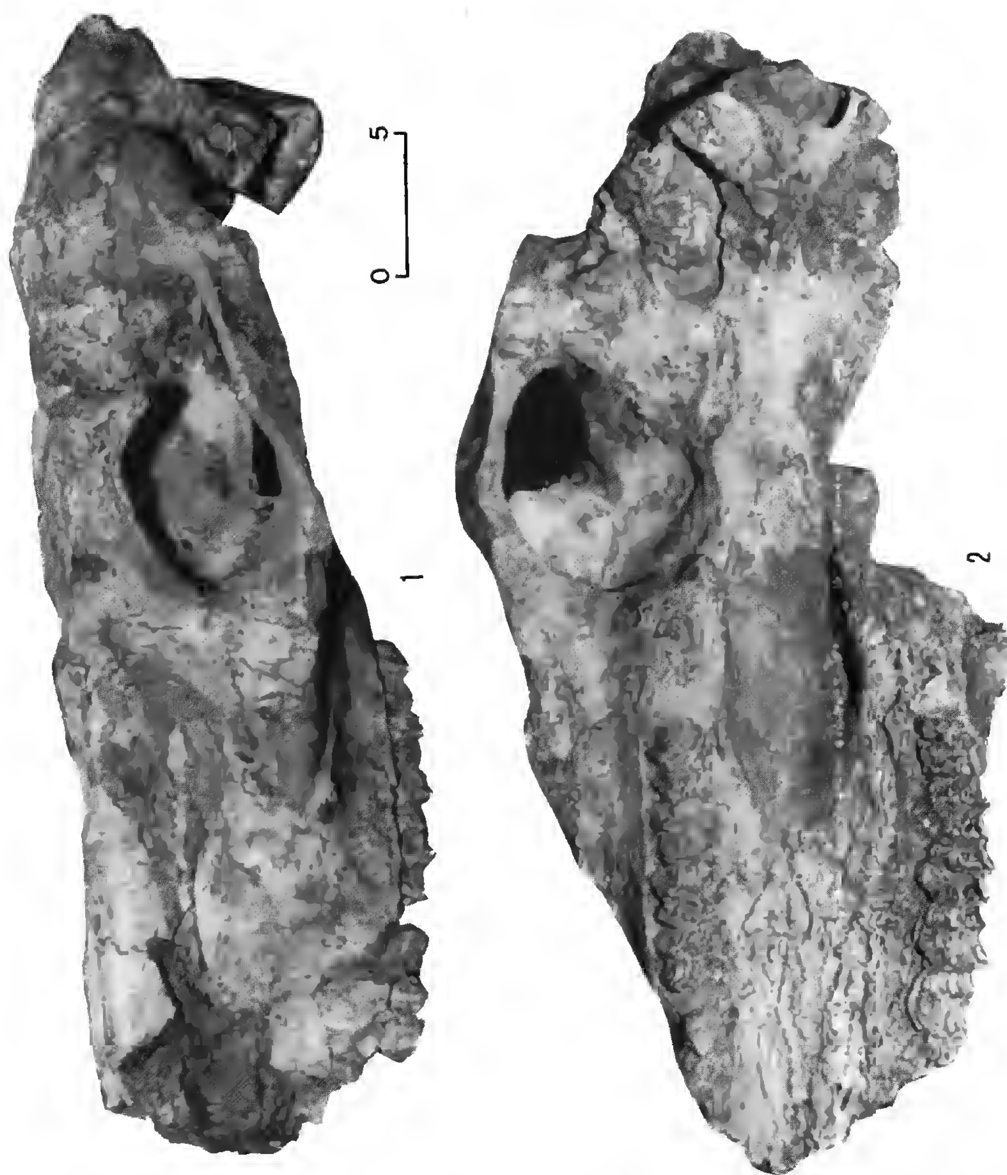


PLATE II. — *Hipparion mediterraneum*, Pikermi, MNHN PIK-3390, adult skull : 1, lateral view ; 2, ventral view.

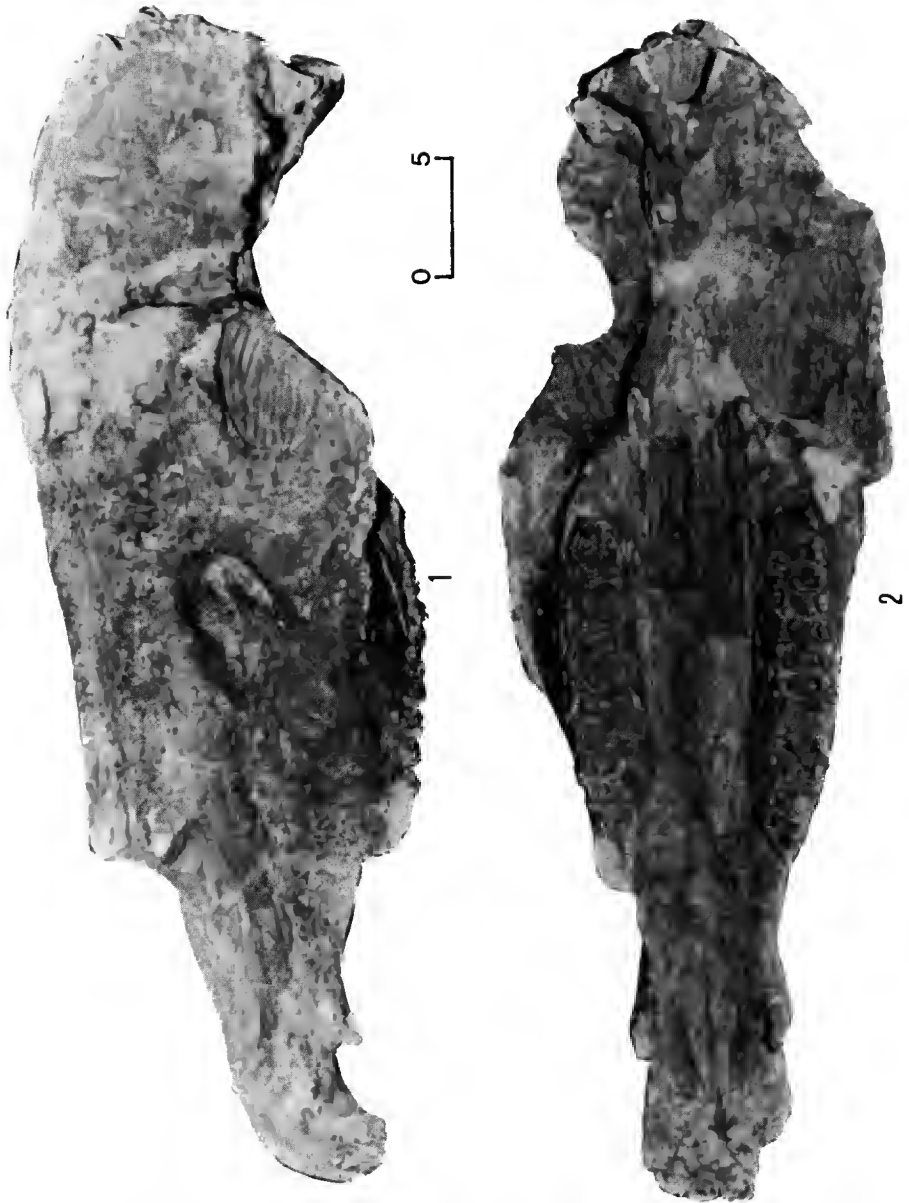


PLATE III. — *Hipparion brachypus*, Pikermi, BMNH M. 11191, adult skull : 1, lateral view ; 2, ventral view.



PLATE IV. — 1, *Hipparion mediterraneum*, Pikermi, MNHN PIK-753, adult mandible; 2, *Hipparion brachypus*, Pikermi, BMNH M. 11210, adult mandible.

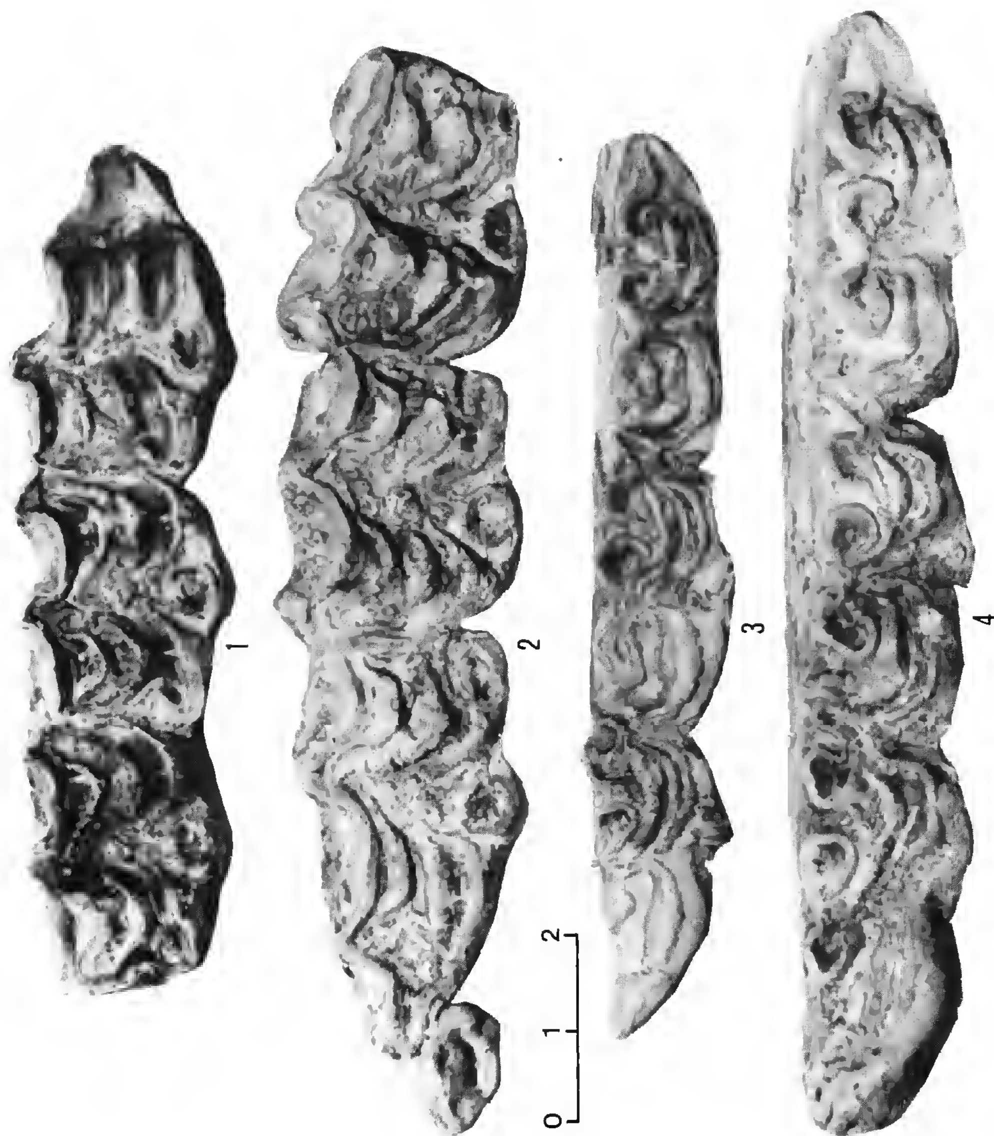


PLATE V. — 1, *Hipparion mediterraneum*, Pikermi, BMNH M. 11169, upper milk toothseries; 2, *Hipparion brachypus*, Pikermi, BMNH M. 11170, upper milk toothseries; 3, *Hipparion mediterraneum*, Pikermi, BMNH M. 11213, lower milk toothseries; 4, *Hipparion brachypus*, Pikermi, BMNH M. 11200, lower milk toothseries.

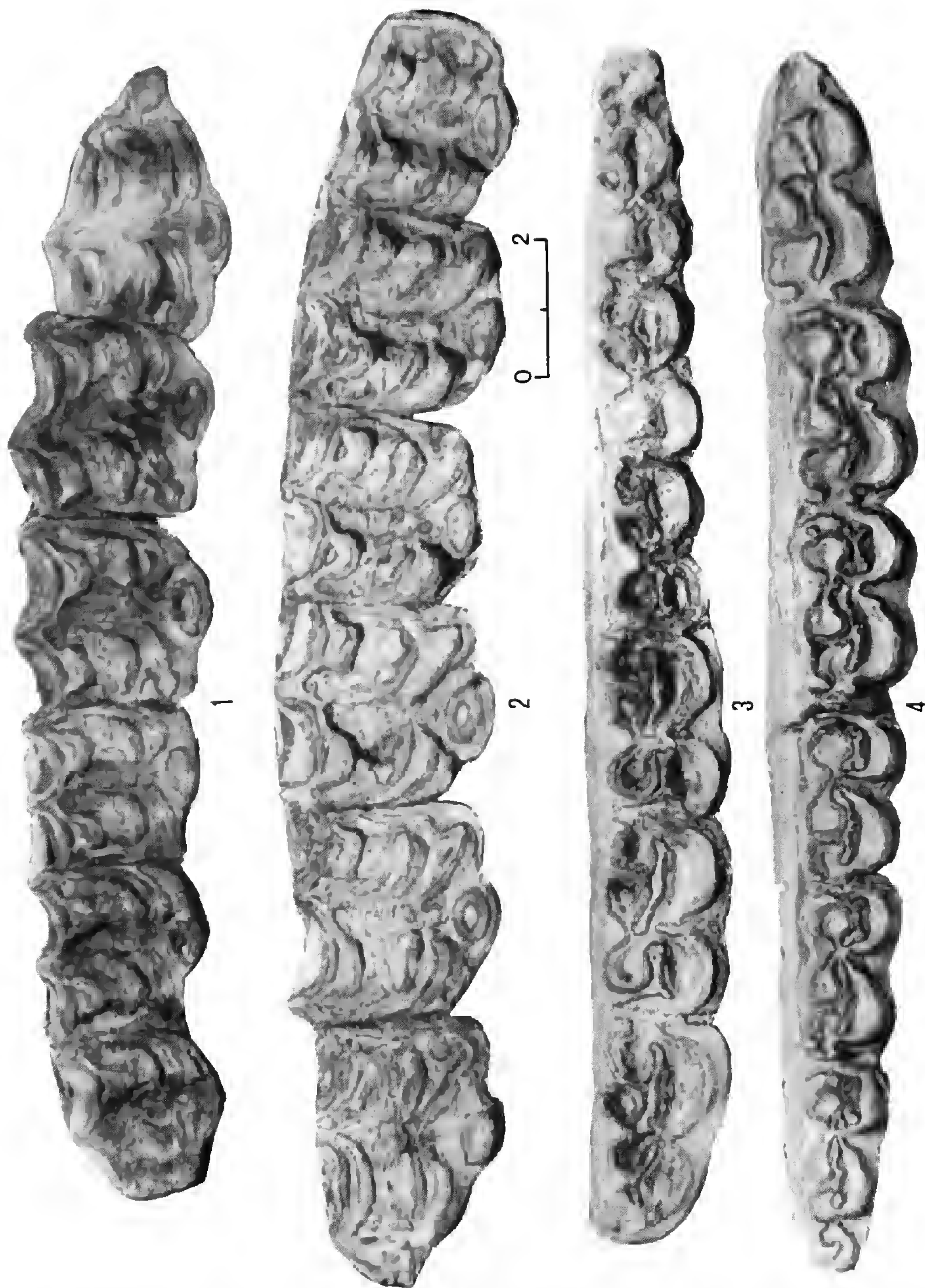


PLATE VI. — 1, *Hipparion mediterraneum*, Pikermi, MNHN PIK-740, upper permanent toothseries; 2, *Hipparion brachypus*, Pikermi, MNHN PIK-738, upper permanent toothseries; 3, *Hipparion mediterraneum*, Pikermi, BMNH M. 47739, lower permanent toothseries; 4, *Hipparion brachypus*, Pikermi, BMNH M. 49697, lower permanent toothseries.

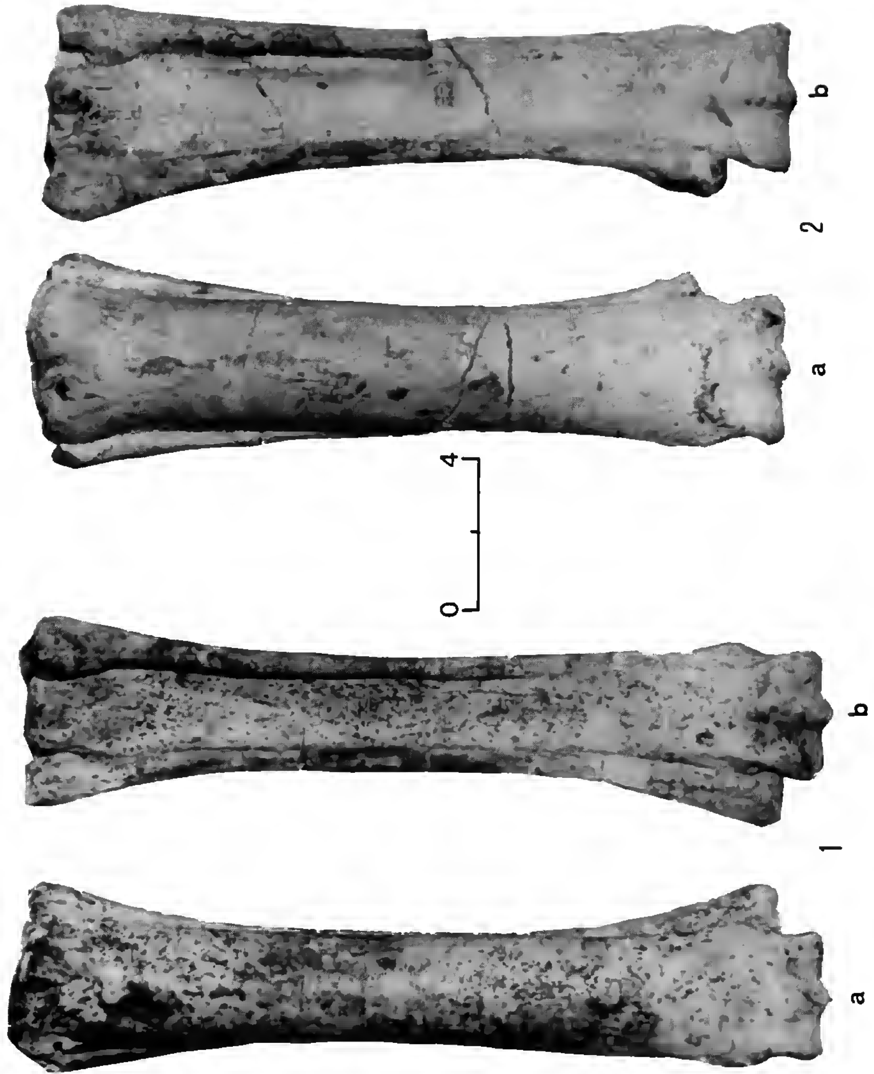


PLATE VII. — 1, *Hipparion mediterraneum*, Pikermi, BMNH M. 11237, second, third and fourth metacarpals (a, anterior view; b, posterior view); 2, *Hipparion brachypus*, Pikermi, BMNH M. 11240, second, third and fourth metacarpals (a, anterior view; b, posterior view).

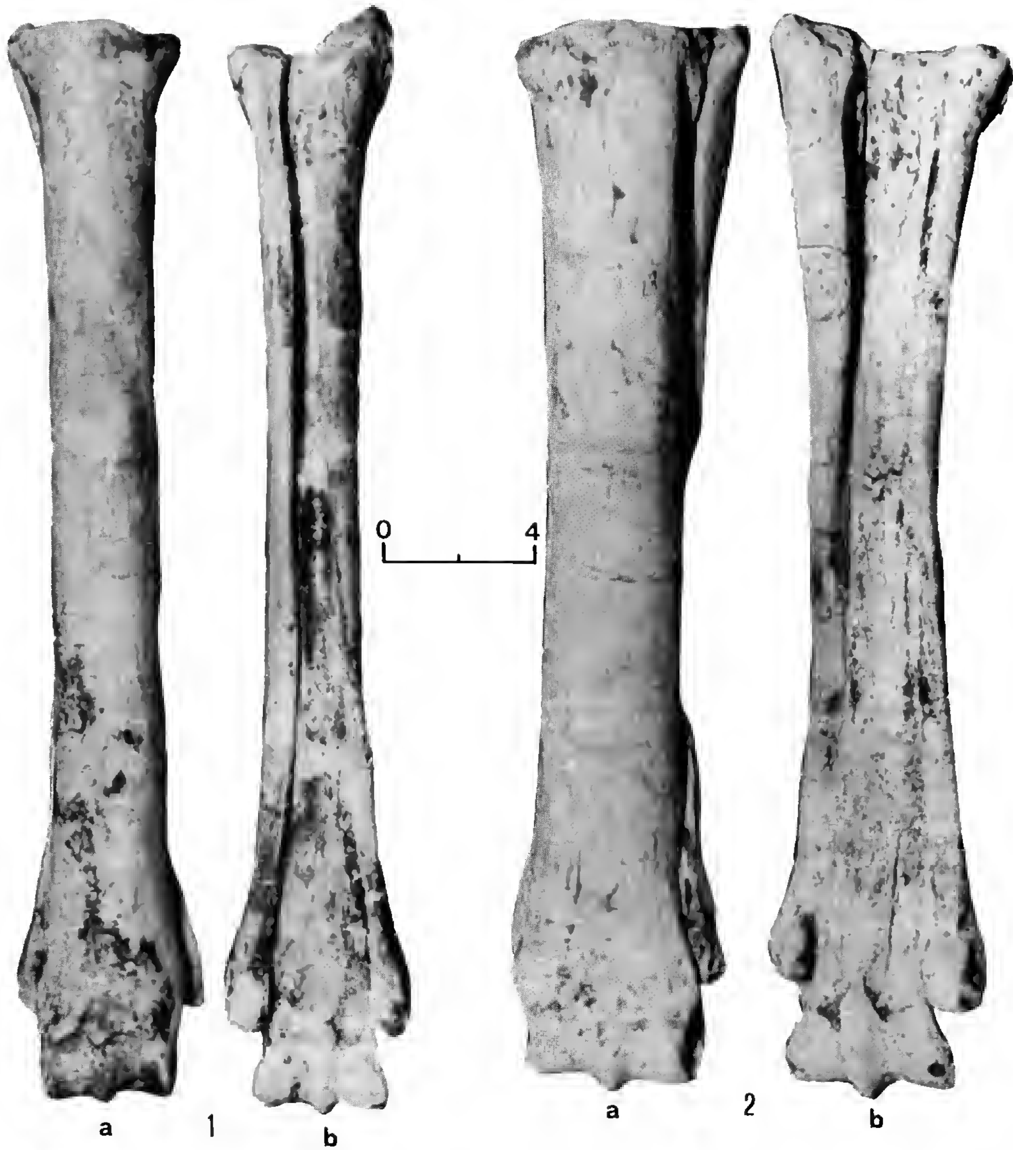


PLATE VIII. — 1, *Hipparion mediterraneum*, Pikermi, BMNH M. 11259, second, third and fourth metatarsals (a, anterior view; b, posterior view); 2, *Hipparion brachypus*, Pikermi, BMNH M. 11265, second, third and fourth metatarsals (a, anterior view; b, posterior view).

Achevé d'imprimer le 15 janvier 1987.

Le Bulletin du 2e trimestre de l'année 1987 a été diffusé le 30 octobre 1987.

IMPRIMERIE NATIONALE

7 564 003 5

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Sécrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.